This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

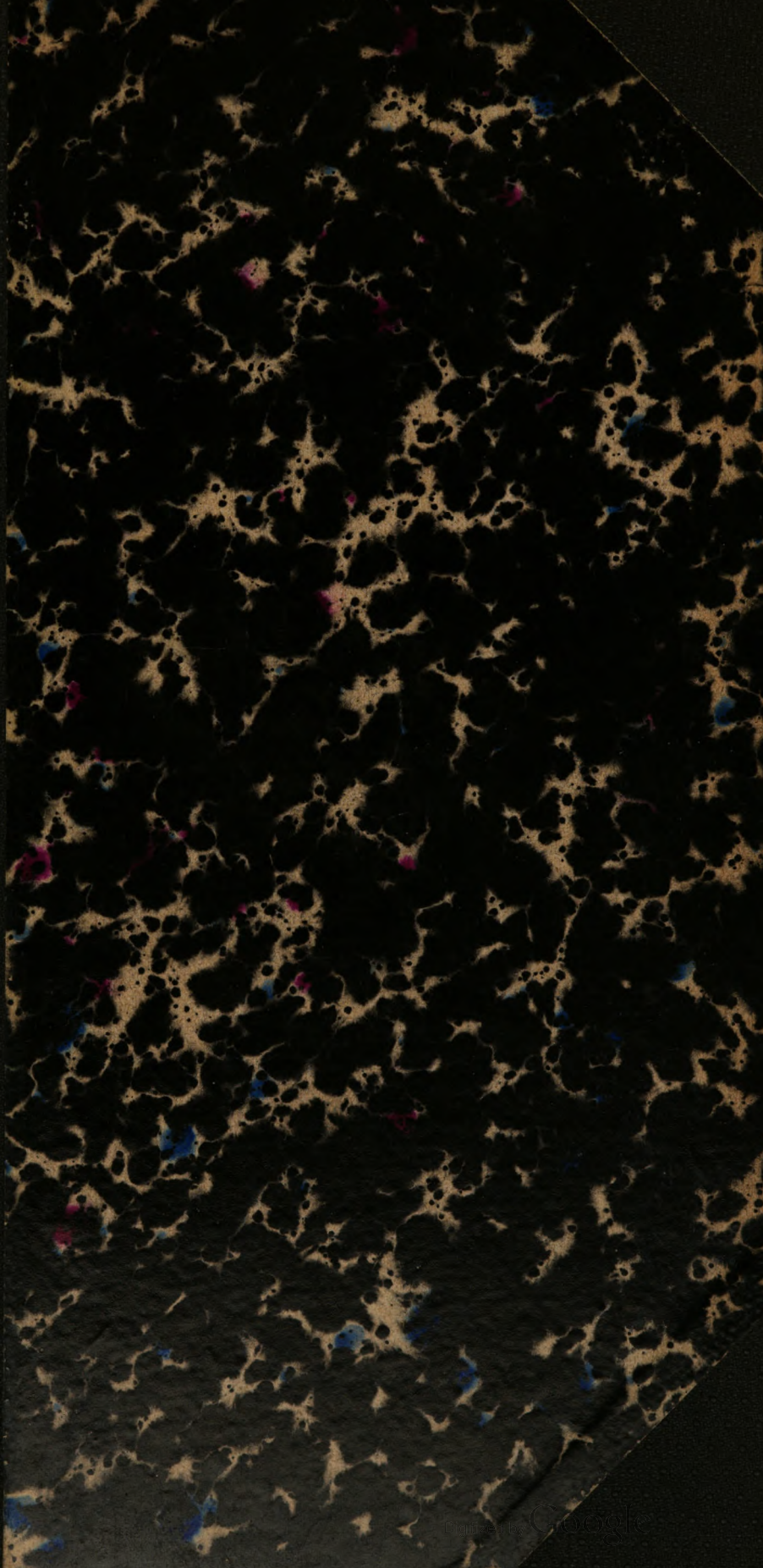
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`



3 2044 106 396 351

B9285h

W. G. FARLOW.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

DER HONIGTAU.

Biologische Studien an Pflanzen und Pflanzenläusen.

Von

M. Büsgen,

Privatdozent der Botanik an der Universität Jena.

Mit zwei lithographischen Tafeln.

Besonderer Abdruck aus der Jen. Zeitschrift für Naturwissenschaft.
Bd. XXV (N. F. Bd. XVIII).

p. 339-428, pl. 1, 2

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1891.

Digitized by Google

Farlow. II

B9285h

Digitized by Google

Inhalt.

Seite

Einleitung 1

I. Geschichte unserer bisherigen Kenntnisse vom Honigtau.

1. Der meteorische Honigtau. Plinius — Leche 3
2. Entstehung und Ausbreitung der Lehre vom vegetabilischen Honigtau. Plenck, Treviranus — Hallier 5
3. Übergewicht der Lehre vom vegetabilischen Honigtau. Boussingault, Hooker, Darwin, H. Hoffmann, Sorauer. Gegenwärtiger Stand der Honigtaufrage 12

II. Das Verhältnis der Pflanzenläuse zum Honigtau.

1. Form des Auftretens des Honigtaus 17
2. Mengenbestimmung der Pflanzenlausexkremente 19
3. Zusammenhang des Honigtaus mit dem Wetter 23
4. Falscher Honigtau 25

III. Versuche über die Möglichkeit des vegetabilischen Honigtaus. 26

Anhang. Wilson's Versuche über die Flüssigkeitsausscheidung in den Nektarien 31

IV. Die Nahrungsaufnahme der Pflanzenläuse.

1. Einleitung 33
2. Wirkungsweise der Mundborsten der Pflanzenläuse . . . 34
3. Verlauf der Stiche der Pflanzenläuse im Inneren der Pflanze 38
4. Sekretausscheidung während des Stechens 43
5. Die Nahrungsaufnahme der Pflanzenläuse 47
   a) Erster und dritter Typus: Weichbast der Gefäßbündel und Cambium bilden die hauptsächlichste Nahrungsquelle. Coccus Cacti und die Karminbildung. Inter- und Intracellularer Stichverlauf 49
   b) Ursachen des intercellularen Stichverlaufs 54
   c) Zweiter Typus: Assimilierende Parenchymzellen bilden die Nahrungsquelle 57
   d) Verhalten der angestochenen Zellen 57
   e) Anhang. Bildung des Gummilacks 59

Digitized by Google

Seite

V. Die Bedeutung des Honigtaus für die Pflanzen.
1. Einleitende Bemerkungen über die Bedeutung der Pflanzenläuse überhaupt für die Pflanzen 61
2. Schaden des Honigtaus 64
a) Direkte Schädigung durch den Honigtau ist nicht nachgewiesen 64
b) Rufstau 65
c) Parasitische Pilze 68
3. Nutzen des Honigtaus 70
a) Wechselverhältnis zwischen Pflanzenläusen und Pflanzen 70
b) Analysen des Honigtaus und der Verdauungsprozefs der Pflanzenläuse 73

VI. Bedeutung des Honigtaus für die Pflanzenläuse 77
1. Ausscheidung des Honigtaus 77
2. Schutz der Blattläuse durch die Ameisen 79
3. Wirkungsweise der sogenannten „Honigröhren“ oder „Saftrompeten“. Blattlauslöwen, Coccinellen, Schlupfwespen und Aphiden 81

Digitized by Google

Einleitung.

Die Altstadt von Jena ist auf der Nordostseite durch eine breite Allee mit mächtigen Linden- und Ahornbäumen abgeschlossen, in deren Schatten sich ein schmales gepflastertes Trottoir hinzieht. Auf diesem Trottoir beobachtet man in den Sommermonaten, wenn einige Tage hindurch kein Regen gefallen ist, eine auffallende Erscheinung. Es findet sich mit dicht nebeneinander gelegenen und ineinander fließenden Flecken bedeckt, wie wenn es mit einer klebrigen Flüssigkeit betropft worden wäre, welche dem Staub Gelegenheit zum Festhaften bietet. Bei passendem Einfall des Sonnenlichtes sieht man denn auch unzählige kleinste Tröpfchen einer wasserhellen Flüssigkeit von den Bäumen herunterregnen, deren Klebrigkeit dem Beobachter bald genug bemerklich werden kann. Wie mir Professor Pechuel-Lösche und Dr. Karl Müller in Halle mitteilen, hat sie in Leipzig und Halle mehrmals merklichen Schaden an den Mänteln und Sonnenschirmen der die Ahorn-Alleen passierenden Spaziergänger verursacht und werden die unter Ahornbäumen befindlichen Bänke ihretwegen ängstlich gemieden.

Sieht man näher zu, so bemerkt man, daß die klebrige Substanz sich auch auf der Oberseite der Blätter der genannten Bäume befindet. Sie erscheint hier anfangs in kleinen Tröpfchen, welche in der Regel nicht gleichmäßig über die Blattfläche verteilt sind, sondern in kleineren oder größeren Gruppen zusammenstehen. Allmählich nehmen sie an Zahl zu und fließen zusammen, so daß schließlich die ganze Blattoberseite von einem glänzenden Firnis überzogen ist. Ein heftiger oder länger andauernder Regen bringt die ganze Erscheinung zum Verschwinden, doch kann sie nach dem Aufhören desselben schon in kurzer Zeit wieder vorhanden

Digitized by Google

sein. Auch ist sie nicht auf den Ahorn beschränkt. Namentlich an den Linden kann sie in ähnlich ausgedehntem Maße auftreten, ebenso an vielen kleineren Gewächsen, wo sie besonders am Hopfen und den Erbsen als Plage des Landwirts bekannt ist. Sehr verbreitet erscheint sie ferner auf den verschiedensten Gewächshauspflanzen, worunter namentlich die Camellien genannt seien. Die Blätter der letzteren sind oft, wenn die Stöcke längere Zeit unbeachtet gestanden haben, mit dicken Tropfen beschmiert, welche zu einer festen weißen oder gelblichen Masse erstarren können, die sich in Wasser aber leicht auflöst.

Des süßen Geschmackes der klebrigen Flüssigkeit wegen hat man die beschriebenen Vorkommnisse als Honigtau, melligo, mel aereum bezeichnet. Sie drängen sich fast in jedem Jahre der Beobachtung förmlich auf und sind auch von alters her allgemein bekannt. Trotzdem sind noch heute über ihren Ursprung unter Laien und Forschern sehr verschiedene Ansichten verbreitet, zwischen welchen ein Einklang bisher nicht erzielt worden ist.

Eine Partei, welcher wohl die Mehrzahl der Zoologen und ein Teil der Praktiker angehören, kennt nur Honigtau animalischen Ursprungs. Nach ihrer Meinung besteht er aus Sekretionen der Blattläuse, sei es, daß dieselben ihn aus dem After oder aus den Rückenröhren oder aus beiden Organen von sich geben.

Die Botaniker dagegen und ein anderer Teil der Praktiker wissen außerdem noch von einem anderen Honigtau zu reden, der vegetabilischen Ursprung besitzt. Er soll unter bestimmten klimatischen Bedingungen aus den Pflanzenblättern ausschwitzen und eben die großen Honigtaumengen der eingangs beschriebenen Fälle allein verursachen oder wenigstens bei ihrer Entstehung mit im Spiele sein.

An Erwähnungen und Besprechungen der beiden Honigtau-Arten in der Litteratur fehlt es nicht; namentlich der vegetabilische Honigtau hat Veranlassung zu vielerlei Diskussionen gegeben. Auf vereinzelte Beobachtungen hin wurde ihm selbst die Existenz bald zu-, bald abgesprochen, bis sie in der neuesten Zeit sich sowohl experimentell bestätigen als theoretisch begründen lassen zu wollen schien. Seltsamerweise giebt es jedoch keine einzige zusammenhängende Bearbeitung des Gegenstandes, obwohl die Praxis, bei den schweren Schädigungen, welche man im Gefolge des Honigtaus an den Kulturpflanzen auftreten sieht, allen Grund gehabt hätte, eine solche zu verlangen. Der Honigtau liegt eben

Digitized by Google

abseits der wissenschaftlichen Tagesfragen, welche heute das Interesse in Anspruch nehmen.

Auf den folgenden Blättern habe ich versucht, die berührte Lücke unserer Erkenntnis auszufüllen. Es zeigte sich im Laufe der Untersuchung, daß eine ausführliche historische Auseinandersetzung zur Klärung der Sachlage nötig war. Diese ist im folgenden einer Darstellung meiner eigenen Beobachtungen über Entstehung und Bedeutung des Honigtaus vorangeschickt. An die letzteren habe ich dann noch einige biologische Mitteilungen über die Aphiden angeknüpft.

Kapitel I.

Geschichte unserer bisherigen Kenntnisse vom Honigtau.

1. Der meteorische Honigtau.

Von Plinius — Leche.

Die älteste Erwähnung des Honigtaus findet sich nach einem Citat im 11. Buche der Naturalis historia des Plinius (Kap. 12) bei Hesiod, der ihn bereits als allgemein bekannte Erscheinung behandelt. Plinius selbst widmet ihm (l. c.) eine längere Betrachtung, welche Jahrhunderte lang für die Forschung maßgebend gewesen ist. Er vertritt nämlich ausdrücklich die zu seiner Zeit anscheinend populäre Meinung, daß der Honigtau vom Himmel falle, und sucht sie gleich durch drei Theorien zu begründen, indem er ihn als Auswurf der Gestirne, Saft der sich reinigenden Luft oder Ausschwitzung des Firmaments bezeichnet. Die von Plinius mitgeteilten Beobachtungen sind insoweit nicht falsch, als er angiebt, daß man in der ersten Morgenfrühe im Hochsommer die Blätter der Bäume vom Honigtau naß finde, und daß dann im Freien verweilenden Leuten die Kleider beschmiert und die Haare zusammengeklebt würden. Im übrigen mischt sich in seinen Äußerungen Wahres mit Falschem so, daß ihre Anführung und Entwirrung nicht lohnen würde.

Im Gegensatz zu Plinius läßt Galenus (L. 3 de alimentor. fac.) die wesentlichen Bestandteile des Honigtaus aus der Erde

Digitized by Google

und den Gewässern als Dünste emporsteigen und dann erst herabfallen, wie den gewöhnlichen Tau, nachdem sie an einem heißen Tage von der Sonne gekocht und in einer darauffolgenden kalten Nacht verdichtet worden sind. Interessant ist noch, daß sowohl PLINIUS als GALENUS in dem Honigtau ein wohlthätiges Geschenk des Himmels erblicken und von einem Schaden desselben nichts zu melden wissen.

Einen bedeutenderen Fortschritt finden wir erst bei JOHANNES BAUHINUS[1]) und JOH. H. CHERLERUS (Historia universalis plantarum, Ebroduni 1650, t. 2, liber VIII, cap. XI). Auch in ihrem Werke wird ein Zusammenhang des Honigtaues mit den Strahlen der Sommersonne statuiert, aber in der Weise, daß die letzteren in der Pflanze enthaltene Stoffe zum Verdunsten bringen, welche durch verborgene Öffnungen der Rinde und sonstigen Oberfläche austreten und in der Nacht mit dem gewöhnlichen Tau sich mischen sollen. Hier wird also bereits darauf Rücksicht genommen, daß der Honigtau nicht, wie die Theorien des PLINIUS und GALENUS eigentlich verlangen, auf allen Gegenständen gleichmäßig erscheint, sondern an bestimmte Pflanzen und deren nächste Umgebung geknüpft ist. Vier Jahre später aber finden wir in der Horticultura des PETRUS LAURENBERGUS (Frankfurt a. M. 1654) wieder den Honigtau als einen Regen bei heiterem Himmel bezeichnet, der durch die Sonnenstrahlen in eine schädliche Substanz umgewandelt werden soll. Mehr dem BAUHINUS ähnlich äußert sich MUSSCHENBROEK 1748 (Institutiones physicae, II, Cap. XL, De meteoris aqueis, § 1527), der den Honigtau aus Substanzen entstehen läßt, welche, wenn die Sommersonne den Boden stark erwärmt, aus den Bäumen und Kräutern in die Höhe steigen. Trotz BAUHIN tritt daneben aber noch ein ganzes Jahrhundert lang die PLINIUS'sche Hypothese vom meteorischen Ursprung des Honigtaues immer wieder hervor; zuletzt wohl in zwei Beantwortungen einer Preisfrage der schwedischen Akademie nach dem Wesen des Honigtaus (1741), welche wenigstens das Verdienst besitzen, einen wohl begründeten Widerspruch hervorgerufen zu haben, der die Frage weiter förderte, als alle vorausgegangenen Jahrhunderte vermocht hatten. Der Widerspruch ging aus von LECHE (Abh. der schwedischen Akad., 1765, p. 89) und fußt auf Beobachtungen von REAUMUR (Mém. sur les insectes,

1) Eine gute Zusammenstellung von Litteratur über den Honigtau giebt C. LAMPRECHT in: Der Hopfen, Inauguraldissertation, Breslau 1874.

Digitized by Google

tom. III, p. 44, 1734—1742) über die Blattläuse. Reaumur hatte ein Zusammenvorkommen von Blattläusen und Honigtau bemerkt und beides anfangs in falscher, später in der richtigen Weise so verknüpft, daß er den Honigtau als ein Exkret jener Tiere bezeichnete. Leche bestätigte dies durch eigene Wahrnehmungen und verwertete dieselben zur Abweisung der bisherigen Theorien vom Ursprung des Honigtaus. Sehr anschaulich ist seine Schilderung des Spritzens bei dem „lichtgrauen Chermes", der sich auf den Stämmen des Apfelbaumes und der Johannisbeeren aufhält: „da sitzet er und sauget das callöse Wesen. Aus seinem Hinterteile geht ein kleiner, klarer Tropfen heraus, den die Ameisen erwarten und wie einen Bissen mit ihren Zähnen wegtragen. Es ist angenehm, zu sehen, wie die Ameisen, wenn kein Saft vorhanden ist, mit ihren Fühlstäben den Chermes auf den Rücken klopfen. Ich bemerkete, daß der schläfrige Chermes da, gleichsam wie erwecket, etwas zum Gebrauch der durstigen Ameisen von sich gab". Leche's Angaben fanden indes ebensowenig wie die Reaumur's die gehörige Beachtung. Sie waren nicht ausgedehnt genug, um eine andere Entstehung des Honigtaus auszuschließen, für welche bisher zwar keine einzige exakte Beobachtung, dafür aber um so mehr theoretische Erklärungen vorhanden waren.

2. Entwickelung der Lehre vom vegetabilischen Honigtau.

Namentlich in den Kreisen der Botaniker faßte allmählich eine Ansicht immer fester Fuß, welche in ihren Grundzügen auf Bauhinus zurückgeht. Plenck führt 1794 in seiner Einteilung der Pflanzenkrankheiten unter der Rubrik II, Profluvia, neben Haemorrhagia, Lachrymatio gemmarum und Albigo (Mehltau) auch den Honigtau Melligo auf, und seitdem dürfte diese rätselhafte Krankheit in wenigen Büchern über Phytopathologie fehlen.

Bei dem häufigen Vorkommen der Sekretion von süß schmeckenden Flüssigkeiten in den Nektarien hatte der Gedanke, daß der Honigtau eine Ausschwitzung der Pflanzen sei, um so weniger etwas Befremdendes, als dieser sich qualitativ mit dem Nektariensaft verwandt zeigte. In der Folgezeit mangelte es denn auch nicht an Beobachtungen, welche seine thatsächliche Berechtigung darthun sollen.

Besonders ausführlich sind die Angaben, welche Treviranus

Digitized by Google

in seiner Physiologie der Gewächse (II a, Bonn 1838) macht. „Auch ohne allen drüsigen Apparat", heißt es l. c. p. 36, „können süße Säfte aus grünen Pflanzenteilen ausschwitzen, und es bedarf dazu nur einer sehr warmen, anhaltend trockenen Luftbeschaffenheit. Am Ölbaume, mehreren Ahornen, dem Walnußbaume, den Weiden, Ulmen, Fichten ist dergleichen von Lobel und Pena, von Tournefort, Reneaume und anderen beobachtet worden, und schon Plinius hatte Kenntnis davon. An Weißpappeln und Linden habe ich es mehrmals während einer heißen und trockenen Sommerwitterung bemerkt, sowie an Carduus arctioides und an Orangebäumen, wenn die Luft der Gewächshäuser zu warm und trocken war (Verm. Schr. IV, 87). Das Sekret erschien stets auf der Oberseite der Blätter in zerrinnenden Tropfen, die endlich zusammenflossen und einen Überzug bildeten, der teilweise auch abfloß." Die Art und Weise des Austritts des Sekrets sei unbekannt, doch hätten etwa vorhandene Poren nichts damit zu thun. Hervorzuheben ist, daß Treviranus die oben citierten Beobachtungen über den Zusammenhang von Honigtau mit Blattläusen kennt. „Manche haben", sagt er weiter, „die süßen Säfte auf den Blättern ohne Unterschied für Erzeugnisse der Blattläuse und ihnen ähnlicher Tiere halten wollen (P. Bergmann und Cl. Bjerkander in den Schwed. Abh. für 1779, p. 278, und 1784, p. 241). Allein sie verwechseln zwei in der Art ihres Vorkommens offenbar verschiedene Produkte, wovon das eine tierischen, das andere pflanzlichen Ursprungs ist."

Eine Ergänzung der Äußerungen Treviranus bilden Mitteilungen von Th. Hartig (Forstliches Konversationslexikon, 1834, p. 409), der auf den Laubblättern von Rosen Honigtau beobachtete und in Verbindung damit eigentümliche Veränderungen im Blattgewebe wahrgenommen haben wollte. Der Honigtau trat nach ihm aus der oberen Blattepidermis in kleinen Tröpfchen aus, in welchen sich der Zuckerstoff sehr bald in rautenförmigen und kubischen Krystallen ansetzte. Mit seiner Ausscheidung hatten sich die Blätter sehr verändert. Die grüne Farbe war verschwunden und durch eine graue ersetzt, und die Zellen, welche in gesundem Zustande nach außen gewölbt waren, zeigten sich als Vertiefungen. Die grünen Zellensaftkügelchen des Diachyms der Blätter waren an denjenigen Stellen verschwunden, wo ihnen Honigtau entquollen war, und es fand sich hier in jeder Zelle nur eine einzige sehr große, meist die Hälfte der Zellen ausfüllende

Digitized by Google

wasserklare Blase, die aus abgesondertem Honig zu bestehen schien.

Nun war anscheinend alles vorhanden, was zur Konstatierung eines vegetabilischen Ursprungs des Honigtaus gefordert werden konnte. Zwei hervorragende Forscher hatten ihn gesehen, und der eine von ihnen auch mit seiner Bildung verknüpfte, histologische Störungen aufgefunden. 1841 schließt sich denn auch MEYEN in seiner Pflanzenpathologie TREVIRANUS an, indem er außer dem unbestreitbar ebenfalls vorkommenden Blattlaushonigtau (p. 225), auch eines anderen gedenkt, der von der Pflanze selbst als krankhafte Absonderung ausgeschieden wird, deren Auftreten dem Fortbestehen jener bald mehr, bald weniger gefährlich sei. Als etwas Neues erfahren wir bei MEYEN, daß die uralten Angaben über einen Zusammenhang zwischen dem Auftreten des Honigtaus und einem Wechsel heißer Tage mit kalten Nächten sich inzwischen zu einer Theorie verdichtet haben. Die Honigtaukrankheit soll durch schnellen Temperaturwechsel verursacht werden, „wenn nämlich nach kalten Nächten plötzlich heißes Wetter mit Sonnenschein eintritt". MEYEN selbst giebt für seine Person indes der Meinung Ausdruck, daß man die Ursache des Honigtaues nur insofern kenne, als er zu den „inneren Krankheiten" zu rechnen sei.

Skeptischer als MEYEN äußert sich SCHLECHTENDAL in einem Aufsatze „Über den Zucker auf den Blättern", welcher im zweiten Jahrgange der Botanischen Zeitung (1844, p. 6) erschienen ist. Er entdeckte immer, wo er „süße, klebrige Blätter" fand, auch nahe oder ferne die Aphiden als Produzenten, weist aber doch die Möglichkeit eines Vorkommens von vegetabilischem Honigtau nicht ab und citiert auch zwei dem letzteren günstige Äußerungen, ohne sie ausdrücklich zu widerlegen. Die erste dieser Äußerungen findet sich bei GOETHE (Zur Morphologie, I, p. 294 ff., Cotta 1817), wo ein starkes Honigtauvorkommen an Linden und Reineclauden ziemlich ausführlich beschrieben wird. Ihr zufolge ist der Honigtau eine von den Aphiden unabhängige Ausscheidung der Pflanzen, welche dadurch zustande komme, „daß", wie SCHLECHTENDAL GOETHE's Mitteilung zusammenfaßt, „anfangs eine starke Aufnahme vieler Nahrung bei behinderter Verdunstung statthabe, dann aber, durch Wärme und heitere Luft begünstigt, die Ausdunstung desto stärker werde und die Ausschwitzung erfolge, aus welcher die trockene Luft die wässerigen Teile hinwegnähme und die gehaltvolleren auf den Blättern zurücklasse". Die Erscheinung wird hier, wenn ich den Autor richtig verstehe, mit der Wasseraus-

Digitized by Google

scheidung aus den Blättern zusammengestellt, welche bei vielen Pflanzen in der Morgenfrühe stattfindet, wenn die Luft mit Wasserdampf überladen und daher die Verdunstung aufgehoben ist. Dieser Vorgang läßt sich jederzeit hervorrufen, wenn man gut bewurzelte Pflanzen in einen sehr feuchten Raum, z. B. unter eine mit nassem Fließpapier ausgekleidete Glasglocke, bringt. Das Fortdauern der Wurzelthätigkeit führt hier eine Überfüllung der Gewebe mit Wasser herbei, welche einen Austritt von solchem in die Intercellularräume und selbst auf die Oberfläche der Blätter zur Folge hat.

Ist die Meinung unseres Autors richtig, so besteht zwischen dieser Erscheinung und der Bildung des Honigtaus nur der eine Unterschied, daß es sich bei dem letzteren um mit überschüssigen süßen Nährstoffen, also Assimilationsprodukten, beladenes Wasser, bei der ersteren um gewöhnliches Wasser handelt, wie es die Wurzeln aus dem Boden aufnehmen. In der That ist aber noch ein anderer wichtiger Unterschied vorhanden. Der Honigtau tritt an ganz beliebigen Punkten der Blattfläche ohne allen Zusammenhang mit den Poren auf, welche ohnedies auf der ihn gewöhnlich tragenden Oberseite relativ selten zu sein pflegen, während das austretende Wasser seinen Weg gerade durch jene Poren, Wasser- und Luftspalten, nimmt. Nur drei Fälle sind mir bekannt geworden, in welchen es durch die Cuticula hindurchgepreßt werden soll. Sie finden sich in einer Abhandlung von Moll (Versl. a. Med. d. k. Akad. v. Wetensch. Afd. Naturk., 2. R., 15 Deel, Amsterdam 1888, p. 237), der bei Peristrophe speciosa, Cestrum roseum und Datura sanguinea bei Überfüllung der Gewebe das Wasser nicht aus Spalten, sondern durch die unverletzte Cuticula hindurch austreten läßt. Aber auch diese Fälle, die einzigen unter 84 anderen, in welchen das Wasser nur aus Spalten hervorkam, sind nicht ganz sichergestellt. Ich konnte an Datura sanguinea Moll's Angaben nachprüfen und fand hier unter jedem einzelnen der ausgetretenen Tropfen Spalten vor. Bemerkt sei noch, daß Moll die Überfüllung nicht durch Aufhebung der Verdunstung hervorrief, sondern dadurch, daß er in beblätterte Zweige der Versuchspflanzen mittelst Quecksilberdruck Wasser einpreßte.

Bezeichnet hiernach Schlechtendal die citierte Anschauung über den Honigtau mit Recht als „etwas aus der Luft gegriffen", so gilt dasselbe von der zweiten von ihm angeführten, die von Nees von Esenbeck herrührt (Goethe, Zur Morphologie, II, p. 81).

Digitized by Google

Nach ihr nähren jene ausschwitzenden Säfte „die Blattläuse, wenn sie sich erst einmal eingefunden haben, und diese vermehren sich in demselben Maße, in welchem sie besser genährt werden". Wir kommen weiter unten auf diesen Punkt zurück. Wegen der hervorragenden Stelle, an welcher sie sich findet, mehr als wegen ihrer eigenen Bedeutung verdient aus dem Jahre 1844 noch eine Stelle aus RATZEBURG's Forstinsekten (III, p. 213) Erwähnung. RATZEBURG selbst giebt an, daß SULZER (Abgek. Geschichte d. Insekten, Winterthur 1776), SCHRANK (Fauna boica, II, Ingolstadt 1801), BOUCHÉ und zum Teil auch SCHLECHTENDAL (l. c.) den Honigtau den Blattläusen allein zuschreiben oder sie wenigstens großen Teil daran nehmen lassen. Er selbst habe nur wenig Erfahrung darüber gesammelt. Dann führt er als Gewährsmann PFEIL auf, der ihn auf Erbsen und Hölzern beobachtete. „Geht im Sommer", heißt es weiter, „besonders in der ersten Hälfte des Juni, anhaltende und trockene Wärme leicht in von Regen begleitete Kühle über, so wird öfters nach einer einzigen Nacht besonders in niedrigen, der Verdunstungsfolge mehr ausgesetzten Niederungen alles vom Honigtau bedeckt. ... Hier ist also offenbar eine Verstimmung, eine perverse Thätigkeit, unterdrückte Hautthätigkeit, oder wie man es nennen will, eingetreten. Bäume, welche bei feuchtem, warmem Wetter mit Säften überladen werden, helfen sich durch Thränen aus den Gefäßbündelspuren der Blattstielnarben, wo aber dies Thränen durch plötzlich erniedrigte Temperatur unmöglich gemacht wird, müssen die Säfte eine andere Richtung nehmen. Blattläuse sind in der Ausdehnung nicht zu finden, am wenigsten bei der Erle, kommen auch selten so urplötzlich, können am wenigsten so schnell verschwinden, daß am Morgen, wo der Honigtau da ist, nicht noch eine zurückgeblieben sein sollte. Überdies soll dieser Honigtau der Holzgewächse, welcher auch in Treibhäusern vorkommt, kein echter süßer Honigtau sein, wie Herr BOUCHÉ behauptet, dessen Überzeugung ist, daß echter Honigtau nur von Blattläusen herrühren könne. Dasselbe versichern mich (RATZEBURG) einsichtsvolle Landleute in bezug auf die Erbsen. ... Man muß daher den durch die Blattläuse und den durch meteorische Einflüsse veranlaßten Honigtau wohl unterscheiden." Schälen wir aus obigem, soweit es verständlich ist, den Kern heraus, so finden wir als Gründe dafür, daß es sich in den PFEIL'schen Beobachtungen um vegetabilischen Honigtau handle: 1) das plötzliche Auftreten desselben, und 2) das Fehlen oder die zu geringe Anzahl von Blattläusen. Die zugehörige Theorie ähnelt

Digitized by Google

der bei Schlechtendal citierten. Ratzeburg selbst scheint der Sache mit lebhaften Zweifeln gegenüberzustehen.

Hatte in den 30er und 40er Jahren, wie wir sehen, die Überzeugung vom Vorhandensein eines vegetabilischen Honigtaus scharfen Ausdruck gefunden, so stehen sich im folgenden Jahrzehnt wieder zwei Autoritäten gegenüber, von welchen die eine, Kühn, seine Existenz leugnet, während die andere, Unger, für ihn eintritt. Der Vollständigkeit wegen muß außerdem eine Arbeit von Th. Gümbel erwähnt werden (Jahresbericht der K. Landwirtschafts- und Gewerbsschule zu Landau in der Pfalz, 1855/56, und Flora 1856, p. 525), in welcher die Entstehung des Honigtaus aus auf die Blätter gefallenem Pollen behauptet wird. Der in Tautröpfchen ausgetretene Inhalt der Pollenzellen soll zu jener „schmierigen Materie" sich ausbilden, welcher der Verfasser weiterhin noch die wunderbarsten Eigenschaften zuschreibt. Unger veröffentlichte 1857 in den Berichten der Wiener Akademie (Math.-nat. Klasse, 25) eine Abhandlung „Zur näheren Kenntnis des Honigtaus", in welcher er verschiedene von ihm beobachtete Honigtau-Vorkommnisse beschreibt und einige Honigtau-Analysen mitteilt. Die Gründe, welche er für den vegetabilischen Charakter der Exkretion anführt, sind sämtlich indirekter Natur und gipfeln in dem folgenden Schlusse: Ein langes, „auf sorgfältige und mehrmals wiederholte Beobachtung gegründetes Verzeichnis von Honigtau tragenden und davon gänzlich freien Pflanzen, welche häufig hart nebeneinander standen, spricht keineswegs für solche nähere Ursachen, welche außerhalb der Pflanze liegen, sondern deutet vielmehr darauf hin, daß die Hervorbringung des honigartigen Blattüberzuges von den Pflanzen selbst bewerkstelligt werde". Die Abwesenheit von Blattläusen auf den Honigtaupflanzen wird von Unger nicht nachgewiesen, im Gegenteil giebt er in mehreren Fällen ausdrücklich an, es seien solche zugegen gewesen, nur nicht so viele, daß daraus die Menge des aufgetretenen Honigtaus sich hätte erklären lassen. Die Frage, wie viel Honigtau denn eventuell eine Blattlaus produzieren könne, wird nicht berührt, obwohl von ihrer Beantwortung die Berechtigung der Unger'schen Ansicht ganz und gar abhängt. Auch Kühn hat diesen Kardinalpunkt nicht berücksichtigt. Er sagt (Krankheiten der Kulturgewächse, 1858): „Das Vorkommen des Honigtaus auf leblosen Gegenständen und die deutlich und unzweifelhaft wahrnehmbare Ausscheidung einer dem Honigtau völlig gleichen Substanz durch die Schild- und Blattläuse widerlegt aufs vollständigste die Ansicht, es sei der Honigtau vegeta-

Digitized by Google

bilischen Ursprunges.“ „Ich habe große Tröpfchen am After der Schildläuse hängen sehen und beobachtete, wie die Abscheidung dieser Flüssigkeit zu manchen Zeiten, namentlich nach warmen, stillen Nächten eine bedeutendere ist.“ Die vorerwähnte Lücke in KÜHN's Beobachtungen rechtfertigt es, daß er es nicht unternimmt, „den Aussprüchen und Erfahrungen von Autoritäten über die Entstehung des Honigtaus durch Ausschwitzung ausdrücklich entgegenzutreten“. Er hat es eben unterlassen, zu zeigen, daß jedes noch so starke Auftreten von Honigtau sich auf die Thätigkeit der Aphiden zurückführen läßt, und vermag deshalb, trotz der unleugbaren Vorzüge seiner Ansicht, UNGER und seine Vorgänger nicht definitiv zu widerlegen. So wird es verständlich, daß schon wenige Jahre nach dem Erscheinen seines Werkes der vegetabilische Honigtau abermals auftaucht. HALLIER nennt in seiner Phytopathologie (1868) den Honigtau unter den durch den Chemismus des Bodens vermittelten Krankheiten als eine durch abnorme Ernährungsverhältnisse veranlaßte Exkretion, welche neben dem Blattlaushonig eine Rolle spielt und „als ein höchst bedenkliches pathologisches Symptom angesehen werden muß“. Das Beobachtungsmaterial erfährt nur eine Bereicherung von zweifelhaftem Werthe. HALLIER beobachtete bei einer Myrte nach mangelhaftem, von Blattabfall gefolgtem Umpflanzen das Auftreten einer süßen Flüssigkeit auf den übrig gebliebenen Blättern, welches er mit dem Honigtau in Parallele stellt und durch die Annahme zu erklären sucht, daß die wenigen noch vorhandenen Blätter nicht imstande seien, die gehörige Verdunstung einzuleiten und deshalb der überschüssig durch die Wurzeln zugeführte Saft in Tropfen austrete. Abgesehen von allen sonstigen dieser Erklärung anhaftenden Bedenken wird der Fall dadurch für unsere Frage belanglos, daß der Autor zufügt: „Der süße, zuckerhaltige Saft scheint außerordentlich günstig auf die Ernährung und Vermehrung der Schildläuse einzuwirken, die sich auf solchen stockenden Pflanzen in Masse einfinden und nun denselben ernstliche Gefahr drohen.“

Wir begegnen hier zum zweiten Male der noch öfter auftauchenden Meinung, daß die Pflanzenläuse durch den Honigtau angelockt würden und sich von ihm ernährten. Es ist höchst unwahrscheinlich, daß diese Tiere mit ihrem ausgesprochenen Stech- und Saugmund die auf der freien Oberfläche der Blätter in dünner Schicht ausgebreitete klebrige Masse überhaupt aufnehmen können; außerdem aber widerlegt sich jene Idee sehr einfach dadurch, daß

Digitized by Google

die Blattläuse und oft auch die Schildläuse vorzugsweise, die ersteren nicht selten ausschließlich, die Unterseite der Blätter als Aufenthaltsort benutzen, während der Honigtau fast immer nur auf der Blattoberseite auftritt. Vor allem aber mangelt jeder Nachweis dafür, daß im vorliegenden Falle die Schildläuse beim Zustandekommen der Exkretion nicht beteiligt waren. Ein solcher müßte um so mehr gefordert werden, als ich selbst, wie hier beiläufig erwähnt sein mag, beim Umpflanzen einer schildlausfreien Myrte genau nach HALLIER's Angaben keine Spur einer abnormen Sekretion wahrnehmen konnte. Auch HALLIER's Äußerungen bezeichnen somit keinen Fortschritt über LECHE und TREVIRANUS hinaus.

3. Die Lehre vom Honigtau in der Gegenwart.

In der Folgezeit sind die Jahre zwischen 1872 und 1877 am reichsten an Mitteilungen über den Honigtau gewesen, und zwar schien am Ende dieser Periode wieder wie zu TREVIRANUS' und TH. HARTIG's Zeit die Existenz des vegetabilischen Honigtaus absolut sichergestellt zu sein.

Den Reigen eröffnet BOUSSINGAULT mit einem vor der Pariser Akademie gehaltenen Vortrage (Compt. rend., t. 74, 1882, p. 87 u. p. 472). Er hatte bei Liebfrauenberg in den Vogesen eine Linde mit so großen Mengen von Honigtau beobachtet, daß er ihr das Material für eine Analyse entnehmen konnte. Blattläuse kamen dabei zwar zur Beobachtung; sie traten seiner Meinung nach aber später auf als der erste Honigtau und sollen sich dann gleichzeitig mit ihm vermehrt haben, indem sie von ihm lebten. Die letztere Bemerkung bedarf nach dem Vorhergegangenen keiner Widerlegung, und BOUSSINGAULT's Meinung blieb denn auch nicht ohne Widerspruch. Der Streit spitzte sich schließlich auf die Frage zu, ob die Blattlaus-Ausscheidungen chemisch mit BOUSSINGAULT's Honigtau identisch seien, deren Entscheidung dahingestellt bleibt. Die gelegentlich citierte Bemerkung FOLLIE's in demselben Bande der Comptes rendus bringt kein neues Moment in die Angelegenheit. FOLLIE berichtet nur von einem reichlichen Honigtau-Vorkommen an den Bäumen einer Promenade in Metz.

Im folgenden Jahre spielte sich ein ähnlicher Vorgang in einer Sitzung der Horticultural Society ab (Gard. Chron. and agricultural Gaz., 19. Juli 1873, deutsch im Landw. Centralblatt f. Deutsch-

Digitized by Google

land, 1873, II, p. 445). Hier war es HOOKER, welcher die Sache des vegetabilischen Honigtaus vertrat. Er hatte auf den Blättern einer Linde Honigtauflecken auf den etwas angeschwollenen Stellen zwischen den Adern bemerkt und berichtet wörtlich weiter: „Es war sehr schwierig, in den ersten Wochen Blattläuse zu finden, und diejenigen, welche ich fand, waren sehr vereinzelt, wenig entwickelt und hielten sich beständig auf der Unterseite der Blätter auf. An den äußersten Zweigen, deren Blätter um einige Fuß von dem übrigen Laubwerk entfernt und ebenso gesprenkelt waren, fand ich kaum eine Blattlaus. Während der letzten und der gegenwärtigen Woche sind die Blattläuse zahlreicher geworden, aber immer noch verhältnismäßig selten und stets vereinzelt. Für mich ist es demnach erwiesen, daß die Bildung des Honigtaus unabhängig von der Thätigkeit der Blattläuse, vielmehr eine Funktion einer Pflanze ist, die keineswegs von Insekten beeinflußt wird; immerhin muß man aber noch sehen, ob die Blattläuse nicht in einer späteren Periode eine reichlichere Sekretion hervorrufen." Ich habe HOOKER's Äußerung ausführlich citiert, weil das große Ansehen ihres Urhebers sie zu einer der Hauptargumente der Anhänger des vegetabilischen Honigtaus gemacht hat. Ließ sich doch selbst CH. DARWIN durch sie überzeugen. Der Umstand, „daß die Blätter einiger Bäume unter gewissen klimatischen Bedingungen ohne die Hilfe spezieller Drüsen eine zuckerige Flüssigkeit absondern, welche häufig Honigtau genannt wird", war eine willkommene Stütze seiner Theorie der Nektarien. Diese besteht nämlich in der Annahme, „daß ursprünglich eine zuckerhaltige Substanz im Nektar als ein überschüssiges Produkt chemischer Veränderungen im Saft secerniert würde, und daß, wenn die Sekretion zufällig innerhalb der Hülle einer Blüte eintrete, sie zu dem bedeutungsvollen Zwecke der Kreuzbefruchtung nutzbar gemacht würde, wobei sie später der Menge nach vermehrt und in verschiedener Weise aufgespeichert würde" (Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich, übers. v. CARUS, p. 387). Wie BOUSSINGAULT erfuhr übrigens auch HOOKER noch in der Sitzung einen Widerspruch, welcher aber wirkungslos blieb, weil er keine neuen Thatsachen brachte. Andererseits schloß sich an HOOKER KALENDER an (Landw. Centralbl., l. c.), indem er seinerseits gelegentliche Beobachtungen über Honigtau auf Linde, Ahorn und Eiche mitteilte, bei welchen er Blattläuse „in der nötigen Anzahl" nicht hatte entdecken können.

Dies „in der nötigen Anzahl" bildet wieder, wie schon früher

Digitized by Google

bei UNGER, den schwachen Punkt der sämtlichen eben citierten Ansichten. Weder BOUSSINGAULT, noch HOOKER, noch KALENDER haben festgestellt, welches denn diese „nötige Anzahl" von Blattläusen sein möge, und somit sind auch ihre Beobachtungen einer Kritik dringend bedürftig.

Die überzeugendste Angabe in der gesamten Litteratur des vegetabilischen Honigtaus stammt von H. HOFFMANN (Landwirtschaftliche Versuchsstationen 1877). Sie enthält alle wünschenswerten Details und berücksichtigt die in Betracht kommenden Nebenumstände in einer Weise, daß ihr zufolge ein Zweifel an der Produktion von Honigtau durch die Pflanze in der That nicht mehr möglich schien. HOFFMANN beobachtete Ende Mai 1876 an einem im Zimmer gehaltenen Stock von Camellia japonica die Blätter mehr oder weniger mit flüssigem, weiterhin halb fest werdendem Safte bedeckt, welcher überwiegend aus Gummi bestand, sehr klebrig, im Wasser löslich war und etwas süß schmeckte. „Namentlich die jungen Blätter zeigten massenhaft auf der Unterfläche regellos verteilte flache Tröpfchen dieser klaren, farblosen Flüssigkeit, welche allmählich zusammenflossen und abtropften, um durch neue ersetzt zu werden, so daß allmählich auch sämtliche tiefer stehende Blätter auf der oberen Fläche stellenweise benetzt wurden. Keine Spur von Insekten! Ebensowenig an den dahinter und darüber am Fenster stehenden anderen Pflanzen (Pelargonien), welche ihrerseits gänzlich frei von Honig waren. Die Absonderung war so stark, daß sie sogar noch nach dem Abschneiden zweier Blätter an diesen sich fortzusetzen und zu vermehren schien . . . . Ursache unbekannt."

Am Schlusse seiner Mitteilung citiert HOFFMANN noch eine Äußerung von REGEL (Gartenflora, 1863, p. 265), welcher auf Birkenblättern Honig ohne Blattläuse gesehen hat. Zu erwähnen ist endlich noch eine Mitteilung in Gardener's Chronicle (1881, I, p. 120), nach welcher in Westindien die Blumen des Mangobaumes (Mangifera indica) abfallen, ohne anzusetzen, wenn während der Blütezeit trübes Wetter eintritt, und bald darauf die Blätter mit Honigtau bedeckt sind. Diese, stellenweise jedes Jahr auftretende „Krankheit" soll immer nur diejenige Varietät betreffen, welche bei Eintritt der Bewölkung gerade in Blüte ist, während die früher oder später blühenden Varietäten Fruchtansatz haben. Es wird vermutet, daß es in diesem Falle der zur Ernährung der abgefallenen Früchte bestimmt gewesene Saft sei, der sich durch den Honigtau einen ungewöhnlichen Ausgang

Digitized by Google

schafft. Es bedarf kaum der Worte, daß solche nicht kontrollierbaren und unvollständigen Angaben keine weitere Berücksichtigung beanspruchen können.

Im Vorstehenden ist, abgesehen von zahlreichen zerstreuten, mehr beiläufigen Äußerungen, welche ruhig vernachlässigt werden dürfen, das ganze Thatsachenmaterial mitgeteilt, welches von PLINIUS bis zu unseren Tagen bezüglich der Entstehung des Honigtaus zusammengebracht worden ist. Es ist nicht groß, hat aber doch, wie gelegentlich bereits bemerkt wurde, Theorien gezeitigt, deren neueste noch der Erwähnung bedarf. Sie stammt von SORAUER (Handbuch der Pflanzenkrankheiten, II. Aufl. I, 1886) und bildet den Gipfelpunkt der früheren theoretischen Versuche, deren ersten Anfang wir bei BAUHINUS fanden. Transpiration und Sonnenhitze spielen wieder ihre Rolle, aber auch die inzwischen erworbenen Kenntnisse über die chemische Zusammensetzung des Honigtaus werden nicht unberücksichtigt gelassen. Ihr zufolge ist der Honigtau dadurch bedingt, daß die Wurzeln der erkrankenden Pflanzen arme, steinige Bodenschichten erreichen und nicht mehr im stande sind, die normale Wasser- und Nährstoffmenge den besonders in heißer, trockener Jahreszeit stark transpirierenden und assimilierenden Blattorganen zuzuführen, wodurch eine Umwandlung der für andere Zwecke bestimmten Kohlehydrate in Zucker stattfindet, der dann ausschwitzt. Also fast genau die Umkehrung der von SCHLECHTENDAL citierten GOETHE'schen Lehre. Eine Begründung ist SORAUERS Theorie nicht beigefügt, wenn nicht etwa die folgende, von SORAUER mit ihr verknüpfte experimentelle Erfahrung als solche gelten soll. SORAUER sah auf jungen Birnbäumchen, welche in Wasserkulturen gezogen worden waren, Honigtau auftreten. Bei diesen Pflanzen, deren Wurzeln ihr ganzes Leben lang in Wasser gestanden hatten, konnte doch nicht wohl mangelnde Wasserversorgung als Ursache der Krankheit angesehen werden. SORAUER findet denn auch, daß „der Wassergehalt des Bodens unter Umständen irrelevant" ist. Das Wetter muß eben so heiß und die Transpiration so stark sein, daß trotz reichlichster Zufuhr der Bedarf doch nicht gedeckt werden kann, weil das Gewebe der Pflanzen nicht imstande sei, das Wasser so schnell zu leiten. Dieser Fall dürfte indes niemals verwirklicht werden. An Wasserkulturpflanzen tritt bei zu hoher Temperatur kein Honigtau auf, sondern sie werden gelb und sterben schließlich ab, wie man in Glashäusern im Sommer oft genug beobachten kann. Es muß daher angenommen werden, daß

Digitized by Google

bei SORAUER's Kulturen die auf Birnen so häufigen Schildläuse im Spiele gewesen seien.

An dieser Stelle mag noch eines Mißverständnisses gedacht werden, welches sich in SORAUER's Darstellung eingeschlichen hat, Nach SORAUER hat HOOKER den Honigtau aus „etwas angeschwollenen Blattstellen hervorbrechen" gesehen. Diese „angeschwollenen" Blattstellen sind aber nichts anderes, als die von den schwächsten Nerven durchzogenen „Parenchyminseln", welche über die stärkeren Nerven etwas konvex vorspringen. Es handelt sich also nicht um pathologische Hypertrophieen, welche etwa als Symptom einer Honigtaukrankheit angesehen werden könnten, sondern um ganz normale Verhältnisse.

Am Schlusse unserer historischen Auseinandersetzung angelangt, wollen wir den dermaligen Stand der Honigtaufrage kurz zusammenfassen.

Wie bereits in der Einleitung bemerkt wurde, existieren in der Litteratur zwei Arten von Honigtau, die auch FRANK in seinem Handbuch der Pflanzenkrankheiten (p. 346) auseinanderhält: ein animalischer und ein vegetabilischer. Das Zustandekommen des ersteren mit Hilfe der Pflanzenläuse ist direkt beobachtet. Über die Art und Weise, wie die Ausschwitzung des anderen vor sich geht, ist nichts bekannt; auch über die Bedingungen, unter welchen sie erfolgt, existieren nur sehr unbestimmte Angaben.

Aufgabe weiterer Untersuchungen wäre es demnach vor allem, uns über diese letzten Punkte Klarkeit zu verschaffen. Es erhebt sich aber noch eine andere Frage. Wir sahen, abgesehen von der besonders zu besprechenden Angabe von H. HOFFMANN, als Hauptargument gegen die Beteiligung von etwa gegenwärtigen Aphiden bei den als vegetabilisch angesprochenen Honigtau-Vorkommnissen immer wieder ausdrücklich oder stillschweigend den Gedanken auftreten, daß ihre Zahl zur Erklärung der letzteren nicht genügt habe; nirgends aber ist über die Größe der bezüglichen Leistung der Tiere irgend eine Angabe gemacht[1]). Wir müssen somit fragen, ob nicht die Feststellung der letzteren uns in Stand setzt, alle Honigtau-Vorkommnisse auf Pflanzenläuse zurückzuführen. Sollte dies der Fall sein, so würde der vegetabilische Honigtau sich zu einer Legende verflüchtigen, die aus grauer Vorzeit stammend bis auf den heutigen Tag die Wissenschaft irre geführt hat.

1) Ob von FRANCIS WALKER im Entomologist von 1873?

Digitized by Google

Kapitel II.

Das Verhältnis der Pflanzenläuse zum Honigtau.

1. Form des Vorkommens des Honigtaus.

Meine Untersuchungen über den Honigtau haben, wie ich vorweg bemerken will, zu dem Ergebnisse geführt, daß alle als solcher bezeichneten Erscheinungen — mit Ausnahme natürlich der durch parasitische Pilze bedingten Zuckerausscheidungen — auf Exkretionen von Blatt- oder Schildläusen zurückzuführen sind. Vergegenwärtigen wir uns zunächst jene Erscheinungen selbst, so wird sich zeigen, daß sie absolut nichts darbieten, was sich mit einer solchen Entstehung nicht vereinigen ließe. Die glänzenden Tröpfchen, mit deren Auftreten der Honigtau beginnt, stehen außer aller Beziehung zu dem anatomischen Bau der Blätter, auf welchen sie sich bemerklich machen. Sie sind weder an die Nerven gebunden, noch bevorzugen sie, wie HOOKER, wohl durch eine allzu geringe Zahl von Beobachtungen getäuscht, behauptet, irgendwie die zwischen den stärkeren Nerven gelegenen Parenchyminseln. Sehr häufig dagegen bemerkt man die Tröpfchen in Gruppen zusammenstehen, die auf horizontal liegenden Blättern oft einen fast kreisförmigen, auf geneigten einen mehr länglichen Umriß zeigen. Vermutet man hiernach schon, daß jene Figuren nicht durch ausgeschiedene, sondern durch von einem außerhalb gelegenen Punkte her kommende Tröpfchen gebildet seien, so wird dies dadurch zur Gewißheit, daß Teile von ihnen über den Blattrand hinaus auf andere Blätter, auf Stengelteile, ja auf gar nicht zu der Pflanze selbst gehörige Dinge fallen können. Der Durchmesser der einzelnen Tröpfchen schwankt von Bruchteilen eines Millimeters bis zu einem Millimeter, doch findet man meist mehrere bis viele Tröpfchen zu größeren Ansammlungen von zäher, klebriger Flüssigkeit zusammengeflossen. Niemals sieht man indes ein Tröpfchen wachsen, was doch möglich sein müßte, wenn es von der Pflanze secerniert würde. Auch die kleinsten sind schon ziemlich groß und behalten ihre Anfangsdimensionen unverändert bei.

Bringt man einen mit einer großen Kolonie der schwarzen Hollunderblattlaus (Aphis Sambuci L.) besetzten Stengel nach Abschneiden der Blätter in ein enghalsiges Gefäß mit

Digitized by Google

Wasser und stellt das Ganze auf eine Glasplatte, so kann man die Honigtaubildung einige Stunden lang bequem beobachten. Später beginnen die Tiere unruhig umherzukriechen und herunterzufallen, als ob ihnen die Abnahme der Turgescenz des Stengels beim Saugen bemerklich würde. Bald sieht man auf der Glasplatte die Honigtautröpfchen auftreten und zugleich werden in der Kolonie, wenn sie in das rechte Licht gestellt wird, glänzende Kügelchen wahrnehmbar, die aus dem After der Tiere in weitem Bogen fortgeschnellt werden und oft mehrere Centimeter weit von dem Wassergefäß niederfallen. Denkt man sich an Stelle der Glasplatte in größerer Entfernung unter den spritzenden Läusen befindliche Blätter, so begreift sich, daß während des Falles die leichten Tropfen vom Winde noch weiter abgeweht werden können. Steht z. B. ein Rosenstock einige Meter vom Stamme einer in den oberen Regionen blattlaushaltigen Linde entfernt, so kann er dennoch von ihr Honigtröpfchen erhalten, deren Ursprung dann schwer nachzuweisen sein wird.

Sehr bequem zur genaueren Beobachtung der Richtung und Weite des Spritzens sind die gelb- bis bräunlichen Schildläuse der Camellien, weil sie, einmal festgesaugt, lange Zeit hindurch ihren Platz nicht verändern. Legt man ein Camellia-Blatt, auf dessen Unterseite sich eine Schildlaus befindet, um rasches Welken zu verhüten, unter einer Glasglocke auf ein kleines Gestell, welches gestattet, in geringer Entfernung ober- und unterhalb des Blattes Glasplatten anzubringen, so wird man nach einiger Zeit die letzteren mit Honigtropfen bespritzt finden, deren Abstände von dem Tiere sich messen lassen. Auf diese Weise konnte ich feststellen, dass die Camellia-Läuse bis 30 und mehr Millimeter, d. h. etwa auf ihre zehnfache Körperlänge horizontal und selbst 5 mm vertikal aufwärts zu spritzen vermögen. Eine ähnliche, horizontale Spritzweite fand ich für die Lindenblattlaus (Aphis Tiliae L.), und die Sambucus-Laus spritzt gewiß ebenso weit.

Besonders erschwerend für die Erkenntnis der Herkunft eines Honigtau-Vorkommens kann der Umstand werden, daß auch die geflügelten Blattläuse ihn reichlich erzeugen. So fand ich auf einem am Ende eines Zweiges ganz frei hängenden Blatte einer im Zimmer gehaltenen Topflinde eine Gruppe mir anfangs völlig rätselhafter Honigtröpfchen. Erst ein Versuch mit einem Stückchen Papier, welches ich auf der Blattfläche hinter einer ruhig sitzenden geflügelten Laus, wie sie sich in geringer Anzahl auf dem Bäumchen aufhielten, anbrachte, belehrte mich anderen Tags,

Digitized by Google

daß die ganze Gruppe als Ausscheidung einer einzigen solchen anzusehen war. Diese Versuche mit Papier habe ich in der Folge sehr oft zu wiederholen Gelegenheit gehabt. Unter Umständen ist es recht schwierig, selbst da, wo Läuse in unmittelbarer Nähe der Tropfen vorhanden sind, dieselben wahrzunehmen, da sie manchmal sehr klein sind (z. B. auf einem Zimmerexemplar von Impatiens sultani) oder auch, wie manche Gewächshausschildläuse, bei sehr flachem Körper in der Farbe den besiedelten Blattunterseiten genau entsprechen. Auch selbst stark konvexe Rindenschildläuse sind ihrer sehr vollkommenen Schutzfärbung wegen oft schwer zu sehen. Ueberall, wo ich Honigtau begegnete, dessen Ursprung mir nicht sofort klar war, bedeckte ich die betreffende Blattstelle mit Papier, und meist wurde mir dann sofort oder nach einigen Stunden die Genugthuung, auch auf diesem die Tröpfchen erscheinen zu sehen.

2. Quantitative Bestimmung des Pflanzenlausexkrets.

Um zu bestimmen, wie groß die Menge des von einer Pflanzenlaus in einem bestimmten Zeitraum ausgeschiedenen Sekrets sei, benutzte ich dieselbe Vorrichtung wie in dem oben beschriebenen Versuche mit der Camellia-Schildlaus. Folgendes sind die dabei erlangten Resultate.

Unbestimmte grüne Aphis auf Salix fragilis.

Ein Blatt mit 3 ungeflügelten Individuen wurde über eine Glasplatte unter eine feucht gehaltene Glocke gelegt. Nach jeder der in der nachstehenden Tabelle angegebenen Anzahl von Stunden wurden die auf dem Glase sich vorfindenden Tropfen gezählt und dann weggewischt. So ergab sich:

3	Läuse	hatten	erzeugt	nach	18	Stunden	21	Tropfen	} von etwas über $^1/_2$ mm Durchmesser durchschnittlich
3	„	„	„	„	24	„	28	„	
3	„	„	„	„	24	„	32	„	
3	„	„	„	„	66	„	81	„	

Jede Laus hatte hiernach alle 3 Stunden einen Tropfen, in 5 Stunden etwa eine ihrem Körpervolum entsprechende Flüssigkeitsmenge ausgeschieden, ein Quantum, welches auch bei geringer Individuenzahl nach einigen Tagen schon sehr bemerklich werden dürfte.

Digitized by Google

Aphis Tiliae L. auf Tilia grandifolia. Bei kühlem Wetter im Mai 1890.

3 unerwachsene Individuen erzeugten in 10 Stunden 23 Tropfen von etwas unter 1 mm Durchmesser. Innerhalb der 8 Tage vom 8. bis 16. Mai hatten sie sich verfünffacht, d. h. ihre Individuenzahl auf 16 vermehrt und dabei 112 Tropfen geliefert, von welchen eine Anzahl zu größeren Flecken zusammengeflossen war. 16 kleine Aphiden auf einem Lindenblatte sind noch recht wenig auffallend, reichen aber, wie man sieht, schon bei ungünstigem Wetter hin, um eine relativ bedeutende Honigtaumenge hervorzubringen. Auf eine Topflinde übertragen, vermehrte sich die kleine Kolonie noch weiter. Im Hochsommer steigerte sich die Honigproduktion. Der Tisch und das in der Nähe befindliche Fenster wurden dick beschmiert, ohne daß, da ein Teil der Individuen wegflog, eine besonders große Anzahl von Aphiden vorhanden gewesen wäre.

Aphis spec. auf Acer platanoides. Mai 1890.

Die Beobachtung begann mit 2 Individuen, welche sich während der aus der zweiten senkrechten Reihe ersichtlichen Zeiträume auf die in der ersten angegebene Weise vermehrten.

2	Läuse	hatten	nach	12	Stunden	7	Tropfen	erzeugt
5	„	„	„	24	„	21	„	„
8	„	„	„	24	„	50	„	„
16	„	„	„	48	„	68	„	„

Gesamthonigproduktion nach $4^1/_2$ Tagen 156 Tropfen.

Hier hat die Zahl der Individuen sich in $4^1/_2$ Tagen bereits verachtfacht. Die Menge der Ausscheidung hat etwas weniger zugenommen, wohl weil die eben geborenen Tiere weniger produzieren als erwachsene. Wie leicht ersichtlich, kann eine erwachsene Laus in einer Stunde $^7/_{24}$ Tropfen hervorbringen. Wenn alle 16 Tiere ausgewachsen sind, würden also jede Viertelstunde 1 Tropfen, im Laufe eines Tages ca. 100 Tropfen fallen. Ein mit 15 Blättern besetzter Zweig würde demnach, wenn jedes Blatt nur 16 Läuse trüge, bereits ca. jede Minute einen oder im Tage 1440 Tropfen liefern. Im Hochsommer kann aber bei einem einmal befallenen Baume die Zahl der Läuse noch bedeutend größer werden, so daß sich leicht begreift, wie die Oberfläche der tieferen Blätter nach einem Abwischen schon in kürzester Zeit sich wieder völlig mit Honigtau überzieht, und wie von dem Baume ein fortwährender Tropfenregen niederfällt, der dann auf unter dem

Digitized by Google

Baume befindlichen Gegenständen, auf Pflaster oder Bänken sehr deutliche Spuren hinterläßt.

Aphis spec. auf Acer Pseudoplatanus var. purpureum. Ende Mai 1890.

1 Individuum erzeugte in 2 Stunden 4 Tropfen von 1 mm Durchmesser
1 „ „ „ 6 „ 9 „ „ 1 „ „

Glänzend schwarze Aphis auf Acer dasycarpum.

2 Individ. erzeugt. in 48 Std. 17 Tropf. von etwas üb. 1 mm Durchm.
1 „ „ „ 12 „ 1 „ „ $1^1/_2$ „ „

Aphis Rosae L.

2 Individuen erzeugten in 48 Stunden 18 Tropfen von 1 mm Durchmesser.

Der Honigtau der Gewächshäuser wird vorwiegend durch verschiedene Schildlausarten verursacht, über deren Leistungsfähigkeit folgende Daten Aufschluß geben.

Braune, stark gewölbte Schildlaus am Stengel von Lonicera coerulea. Mai.

Ein Individuum erzeugte an aufeinanderfolgenden Tagen 6, 8, 11 und 4 Tropfen von ca. 1 mm Durchmesser.

Gelbe, flache Schildlaus auf der Blattunterseite von Pilocarpus spec. Winter 1889/90.

Ein Exemplar lieferte 8 Tage lang jedesmal in 24 Stunden einen Tropfen von ca. 5 mm Durchmesser (= etwa 8 Tropfen von 1 mm Durchmesser).

Hellbraune Camellien-Schildlaus. Mai 1890.

1 Individuum erzeugte in 12 Stunden 16 Tropfen
1 „ „ „ 12 „ 9 „
1 „ „ „ 12 „ 9 „
} von 1 mm Durchmesser.

Die Tropfenzahlen sind nicht ganz genau, da sie z. T. durch Abschätzen größerer, durch Zusammenfließen entstandener Tropfen erhalten wurden.

Die Beobachtungen über die Camellia-Schildlaus gewinnen besonderes Interesse durch die in Kap. I citierte Mitteilung von H. Hoffmann, nach welcher auf den Camellia-Blättern Honigtau ohne Insekten auftritt. Durch die Güte des Herrn Verfassers wurde ich in die Lage versetzt, selbst zwei sorgfältig verwahrt gewesene Blätter der Pflanze untersuchen zu können, welche zu der betreffenden Mitteilung Anlaß gegeben hatte. Beide zeigten

Digitized by Google

einen großen Teil ihrer Ober- und Unterseite mit Honigtau überzogen. Derselbe trat stellenweise in Gestalt kleiner Tröpfchen auf, anderwärts als mehr gleichmäßiger Ueberzug, der hier und da zu größeren Klumpen von blaßgelber Farbe anschwoll. Die klebrige, z. T. glänzende Masse war stark mit Kohle verunreinigt, woraus hervorgeht, daß die Blätter ziemlich lange keiner Abwaschung unterworfen worden waren. Von Insekten war mit bloßem Auge nichts auf ihnen zu finden, bei genauerer Musterung mit der Lupe aber entdeckte ich 2 sehr flache, etwa 1 mm lange Schildläuse, und als ich den Honigtau mit Wasser von den Blättern abspülte, kamen ihrer noch mehrere zum Vorschein. Schließlich schwammen in dem Waschwasser 20—30 kleine, mit der Lupe eben noch erkennbare neben einigen größeren Individuen umher. Läßt man die ersteren außer Acht, so darf doch angenommen werden, daß mindestens 6 Schildläuse ihr Exkret auf die untersuchten Blätter gespritzt haben. Es erhebt sich nun die Frage, ob hieraus das Zustandekommen der vorgefundenen Honigtaumenge sich erklären läßt. Das Trockengewicht derselben ergab sich zu 0,28 Gramm. Um die von einer Laus produzierte Gewichtsmenge festzustellen, brachte ich unterhalb einer solchen ein Glimmerblättchen an, trocknete das Exkret von je 24 Stunden bei 100° im Exsiccator und wog dann. So ergab sich an fünf aufeinanderfolgenden Tagen als Trockengewicht der jedesmaligen Ausscheidung nebst dem Glimmerblättchen:

0,0010 g
0,0015 „
0,0020 „
0,0025 „

d. h. das Versuchstier erzeugte alle 24 Stunden 0,5 Milligramm getrockneten Honigtaus. Schreiben wir den 6 Läusen der Hoffmann'schen Camellien eine Thätigkeit von gleicher Intensität zu, so würden dieselben zur Produktion der 0,28 Gramm Honigtau ca. 100 Tage, also die Zeit von Ende Januar bis Anfang Mai, dem Einsammlungstermin, nötig gehabt haben. Daß in der That während dieser Zeit keine Störung der Honigansammlung durch Reinigung der Pflanze stattgefunden habe, ergiebt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, wie oben bemerkt, aus der in dem Honigtau gefundenen Kohlenmenge.

Hinzugefügt sei noch, daß ich bei allen den zahlreichen untersuchten Gewächshaus- und Zimmercamellien stets eine stattliche Anzahl von Schildläusen auf beiden Seiten der Blätter — gewöhn-

Digitized by Google

lich längs des Mittelnervs — sowie an den jüngsten Stengelteilen wahrnehmen konnte. Man darf sich nicht täuschen lassen durch das Vorkommen dicht mit Schildläusen bedeckter Pflanzen, welche gleichwohl ohne Honigtau sind. Die scheinbaren Läuse sind hier nur leere Schildchen, welche die junge Brut bedecken.

Vergleicht man die Resultate der mitgeteilten quantitativen Untersuchungen miteinander, so ergiebt sich, daß die verschiedenen Tiere in der gleichen Zeit sehr verschiedene Honigtaumengen hervorbringen können. Reduzieren wir die gefundenen Zahlen auf die von je einer Laus in 24 Stunden gelieferten Mengen, so erhalten wir folgende Tabelle:

1 Aphis Tiliae	erzeugt	in	24	Stunden	19 Tropfen,
1 Aphis auf Acer dasycarpum	„	„	24	„	4 „
1 Aphis auf Acer P. var. purpureum	„	„	24	„	48 „
1 Aphis Aceris Fab. (?) auf Acer platanoides	„	„	24	„	9 „
1 grüne Weiden-Aphis	„	„	24	„	9 „
1 Aphis Rosae	„	„	24	„	6 „
1 Lonicera-Schildlaus	„	„	24	„	8 „
1 Camellia-Schildlaus	„	„	24	„	13 „

Die obigen Zahlen besitzen natürlich nur als ungefähre Anhaltspunkte Wert, um so mehr als individuelle Unterschiede zwischen Exemplaren der nämlichen Art und die sicherlich vorhandene Abhängigkeit des Stoffwechsels der Tiere vom Wetter nicht berücksichtigt worden sind. Unter Vorausschickung dieser Verwahrung darf dennoch darauf hingewiesen werden, daß die Läuse der Pflanzen, an welchen der Honigtau seiner Menge wegen besonders häufig zur Beobachtung kommt, Linden, Ahorn und Camellien, auch in der Tabelle mit den größten Zahlen auftreten.

Die mitgeteilten Beobachtungen lehren, daß auch der hochgradigste Honigtau sich auf eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Pflanzenläusen zurückführen läßt. Damit ist den vorhandenen Angaben über ein Vorkommen vegetabilischen Honigtaus bereits der Boden entzogen. Einige nun noch zu besprechende Punkte besitzen nur mehr untergeordnete Bedeutung.

3. Zusammenhang des Honigtaus mit dem Wetter.

Die Beobachtungen über den Zusammenhang des Honigtaus mit trockenem, heißem Wetter, welche zu der anthropomorphistischen Vorstellung eines Schwitzens der Pflanzen im Hochsommer Anlaß

Digitized by Google

gegeben haben, erklären sich einfach daraus, daß die Vermehrung vieler Blattläuse im Sommer ihren Höhepunkt erreicht und ihr in Wasser leicht lösliches Exkret durch einigermaßen starke oder dauernde Regengüsse von den Blättern abgewaschen wird. Aus dem letzteren Grunde bedarf es, solange die Zahl der Tiere noch gering ist, längerer Trockenperioden, um eine auffallende Honigtaumenge zustande kommen zu lassen. Sind später mehr Tiere vorhanden, so genügen nach einem Gewitterregen wenige trockene Stunden zur Regeneration der Erscheinung.

Beachtenswert ist auch die Hygroskopicität vieler Honigtauarten. Aus ihr erklärt es sich, daß der Honigtau so häufig am frühen Morgen nach einer kalten Nacht zwischen heißen Tagen bemerkt wurde. An einem solchen Morgen ist die Luft mit Wasserdampf übersättigt. Es tritt dann entweder die Bildung von gewöhnlichem Tau ein, der den Honigtau lösen und so selbst süß werden kann, oder die am Tage eingetrockneten und unscheinbar gewesenen Honigtautröpfchen schwellen durch hygroskopische Wasseraufnahme an und sind nun plötzlich sehr auffallend geworden.

Endlich kann es zur Beurteilung eines Honigtau-Vorkommens von Wichtigkeit sein, die Verteilung der Blattläuse an der Nährpflanze zu kennen. An Kastanien (verschiedenen Aesculus-Arten) fand ich auf den Blättern reichlich Honigtau, ohne daselbst eine Blattlaus entdecken zu können. Schließlich stellte es sich heraus, daß die Tiere hier nur an den Blütenständen saßen, von dort aus aber die Blätter in weitem Umkreise verunreinigten.

Der Vollständigkeit wegen könnte ich eine Liste der Pflanzen aufführen, auf welchen bisher Honigtau beobachtet worden ist. Dieselbe würde indes allzu lang ausfallen. Es genüge zu sagen, daß sie, soweit sie von früheren Beobachtern herrührt, mit einer einzigen Ausnahme, der von Unger (l. c.) angeführten Scrophularia nodosa, nur Pflanzen umfaßt, welche von Pflanzenläusen bewohnt werden. Ich selbst könnte noch eine Anzahl anderer beifügen, welche nicht selbst Blattläuse trugen, aber unter von solchen besetzten anderen Pflanzen wuchsen. Ihnen ist ohne Zweifel die Unger'sche Scrophularia anzuschließen, welche ohnedies nur geringe Mengen oder gar „Spuren" von Honigtau getragen hat. Daß in den Listen fast nur Bäume figurieren, hat seinen Grund darin, daß auf Kräutern die Erscheinung weniger auffallend und deshalb weniger beachtet worden ist.

Digitized by Google

4. Falscher Honigtau.

Anhangsweise mögen an dieser Stelle noch einige Erscheinungen Besprechung finden, welche entweder schon früher mit dem eigentlichen Honigtau verwechselt worden sind oder doch zu Verwechselungen führen könnten.

Die bisher allein berücksichtigten Blatt- und Schildläuse sind nicht die einzigen Tiere, welche das Auftreten süßer Flüssigkeiten auf der Oberfläche von Pflanzenteilen veranlassen können. Auch die Buckelzirpen scheinen eine süße Flüssigkeit abzusondern, wenigstens wird angegeben, daß sie wie die Blattläuse von honigfressenden Ameisen besucht werden. Nach Notizen, deren Benutzung ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. H. Hoffmann in Gießen verdanke, ruft der Biß eines Käfers der Gattung Orchestes auf jungen Eichenblättern eine Honigausscheidung hervor und soll der Stich des Apfelblütenstechers (Rhynchites spec.?) eine solche an den Knospen des Apfelbaumes verursachen. Ich selbst beobachtete einen dicken Honigtropfen in der Höhlung einer stark angefressenen Rosenknospe und fand auf Syringa vulgaris kleine Raupen, welche Tröpfchen einer süßen Masse erzeugten. Allbekannt ist, daß der Mutterkornpilz (Claviceps purpurea) zur Zeit der Gonidienbildung eine Zuckerbildung auf seiner Nährpflanze veranlaßt, welche seit lange als Honigtau bezeichnet wurde und früher gemeinsam mit dem anderen Honigtau abgehandelt zu werden pflegte.

Eine täuschende, wenn auch nur äußerliche Ähnlichkeit mit dem Honigtau besitzt die Ausscheidung der jungen Blätter von Prunus avium, welche Reinke (Göttinger Nachrichten 1873) näher untersucht hat. Man findet im Sommer die eben entwickelten Blätter mit Flecken einer klebrigen Masse bedeckt, welche einen intensiv bitteren Geschmack besitzt. Sie ist nach Reinke ein harziges oder schleimiges Produkt der Blattzähne oder auch der gesamten Blattfläche, das aber nicht etwa ausgeschwitzt wird, sondern durch eine Veränderung eines Teiles der Außenwände von Epidermiszellen entsteht, deren Cuticula es blasenförmig auftreibt und schließlich sprengt. Die Blattspitzenzähne der meisten Amygdaleen sowie vieler anderer Pflanzen zeigen ein ähnliches Verhalten.

Ferner sind mit dem Honigtau nicht zu verwechseln die Zuckerausscheidungen der extrafloralen Nektarien, d. h. der an Blättern, Nebenblättern oder Blattstielen auftretenden Drüsen, welche oft

Digitized by Google

lange Zeit hindurch eine süße Flüssigkeit absondern. In einem späteren Kapitel wird noch von ihnen die Rede sein. Hier seien nur die sogenannten Regenbäume erwähnt, von welchen in der Litteratur als besondere Merkwürdigkeit mitgeteilt wird, daß von ihren Blättern ein fortwährender Tropfenregen herniederfalle. Zur Erklärung dieser Erscheinung hat man ein besonderes Vermögen jener Pflanzen angenommen, den in der Luft gelösten Wasserdampf zu verdichten und sich so einen künstlichen Regen zu verschaffen. Weniger abenteuerlich klingt die Ansicht, nach welcher die extrafloralen Nektarien der betreffenden Bäume die Flüssigkeitsspender sind. Nach W. F. Thiselton Dyer (Nature, 1878, No. 435, p. 349, nach Just's bot. Jahresber., 1878, p. 326) ist aber auch sie unrichtig. Der genannte Autor giebt an, daß Spruce bei Calliandra oder Pithecolobium Saman, einer von Ernst aus Venezuela (Bot. Zeitung 1876, p. 35) als Regenbaum beschriebenen Leguminose, fand, daß Cicaden, welche sich an den jungen Blättern und Zweigen aufhalten, den Regen hervorrufen. Demnach hätten wir es hier und wohl auch in anderen Fällen — Spruce erwähnt noch eine Acacia und Andina inermis, de Candolle (Pflanzenphysiol. 1833, Bd. I, p. 511), Caesalpinia pluviosa — mit einem wirklichen Honigtau zu thun, der dem unserer einheimischen Bäume auch darin gleicht, daß er von Ameisen aufgesucht wird (vgl. Thiselton Dyer l. c.).

Kapitel III.

Versuche über die Möglichkeit des vegetabilischen Honigtaus.

Eine früher nicht erwähnte Seite der Honigtaufrage hat Wilson berührt, dessen Resultate auch in Pfeffer's Pflanzenphysiologie (I, p. 179) berücksichtigt sind. Von Wilson angestellte Untersuchungen über die Wasserausscheidung in den Nektarien (Unters. a. d. botanischen Institut zu Tübingen, h. v. Pfeffer, I, p. 1) hatten diesen zu der Anschauung gebracht, daß eine solche auf osmotische Saugung zurückzuführen sei. Der zu Anfang der Sekretion aus den Nektardrüsen auf die Oberfläche der Nektarien

Digitized by Google

ausgetretene Zucker zieht nach WILSON durch osmotische Vorgänge aus dem Inneren der Nektariumzellen heraus durch die Zellwände hindurch Wasser an sich. So entsteht auf dem Nektarium der süße Flüssigkeitstropfen, welcher den Insekten zur Lockspeise dienen soll. Er kann sich so lange erneuern, als noch Teile der osmotisch wirksamen Substanz an der Außenfläche der Zellen vorhanden sind.

An der citierten Stelle meint PFEFFER im Anschluß an WILSON (l. c. p. 15), auch die Wasserausscheidung des sogenannten Honigtaus dürfte eine Folge osmotischer Saugung sein, da die secernierte Flüssigkeit reich an zuckerhaltigen Stoffen sei. Diese Äußerung bezieht sich, wie aus dem nächsten Satze hervorgeht, auf den vegetabilischen Honigtau UNGER's und BOUSSINGAULT's, welcher nach den Auseinandersetzungen der Kap. I und II nicht existiert; sie kann aber auch auf den Blattlaushonig angewendet werden. Es wäre denkbar, daß die kleinen, von den Blattläusen gelieferten Honigtröpfchen auf der Blattfläche die Rolle der osmotisch wirksamen Substanzen der Nektarien spielten und so verhältnismäßig große Flüssigkeitsmengen aus den Blattzellen herauszögen, welche dann die hohen Grade von Honigtau darstellen würden, die den Beobachtern besonders rätselhaft zu erscheinen pflegten. Eine verschwindend geringe Anzahl von Blattläusen müßte unter diesen Voraussetzungen zur Erzeugung sehr auffallender Honigtaumassen imstande sein, womit alle vorhandenen Mitteilungen sich aufs beste vereinigen ließen.

Die Zuckerausscheidung der Nektarien erfolgt nach STADLER (Beitr. z. Kenntnis der Nektarien etc., Berlin 1886, p. 73) nur in verhältnismäßig wenigen Fällen durch die Cuticula hindurch, welche die ganze übrige Pflanze als nur durch die Spaltöffnungen unterbrochenes Häutchen überzieht, und gerade dieses Fehlen der Cuticula in dem einen, ihr unversehrtes Vorhandensein in dem anderen Falle ist es, was einen Vergleich zwischen den Nektarien und den Honigtau tragenden Pflanzenteilen nicht ohne weiteres zuläßt. Daß Cellulosewände für Wasser, Krystalloid- und viele Kolloid-Lösungen leicht durchlässig sind, ist bekannt, ebenso aber auch, daß die Cuticula von allen diesen Substanzen nur schwer passiert wird. Es folgt dies ohne weiteres aus der praktischen Verwendbarkeit des Korks, dessen wesentlicher Bestandteil ja mit der Cuticula übereinstimmt, zu flüssigkeitsdichten Verschlüssen. Außerdem existieren darüber besondere Versuche. HOFMEISTER

Digitized by Google

(Pflanzenzelle, 1867, p. 238) fand, daß auch durch eine sehr dünne, nur 4—5 Zellen dicke Korkschicht, wie sie die Schale einer jungen Kartoffel bietet, selbst bei dem Drucke einer 300 Millimeter hohen Quecksilbersäule kein Wasser filtriert, und ZACHARIAS (Bot. Ztg. 1879, p. 644) machte darauf aufmerksam, daß absoluter Alkohol und alkoholische Jodlösung die verkorkten Membranen von Sekretbehältern nur sehr langsam durchwandern. Speziell für unsere Frage wichtig ist weiter die ebenfalls von HOFMEISTER (l. c.) herrührende Bemerkung, daß der Kartoffelkork zu einer konzentrierten Lösung von Zucker oder Gummi kein Wasser treten läßt.

Demgegenüber giebt es aber auch einige Beobachtungen, welche ein leichtes Stattfinden osmotischer Saugung durch die Cuticula geradezu zu beweisen scheinen. Nach WILSON (l. c. p. 3) ist selbst eine so starke Cuticula, wie sie die Blätter von Ilex aquifolium und Buxus sempervirens besitzen, durchlässig, wie sich darthun läßt, indem man auf die spaltöffnungsfreie Oberseite etwas Kochsalz, Zucker oder Gummi arabicum bringt und diese Stoffe mit etwas Wasser anfeuchtet. „Bei Aufenthalt in einem dampfreichen Raume zeigt nach einigen Stunden, sicher im Verlauf eines Tages, die Lösung der genannten Stoffe und die allmähliche Vermehrung der Flüssigkeit den diosmotischen Durchtritt von Wasser an. Ein solcher ist auch auf gleiche Weise für die mehrschichtige Korklage der Kartoffel festzustellen“ (PFEFFER l. c. p. 49). In diesen Versuchen liegen fast genau die Verhältnisse vor, wie sie in der Natur bei der Bildung des Honigtaues gegeben sind. Auch der dampfreiche Raum dürfte in der Natur in der Morgenfrühe oder bei nassem Wetter vorhanden sein. Leider ist ein Faktor außer Acht gelassen, nämlich die Hygroskopicität, welche in dampfreicher Umgebung auch sonst trocken bleibende Stoffe an den Tag legen. Bringt man Traubenzucker oder Tröpfchen eingedickten Honigtaus auf Blätter von Linden, Haselstrauch, Weiden oder anderen Honigtaupflanzen in eine feuchte Kammer, so tritt rasch Verflüssigung ein; aus den Krümeln und Tröpfchen werden große Tropfen, aber dieselbe Erscheinung beobachtet man auf einer zur Kontrolle neben die Blätter gelegten Glasplatte. Kochsalz, Rohrzuckerkrümel und selbst Fragmente von Krystallzucker liefern das nämliche Resultat. Zwischen dem Verhalten der genannten Stoffe auf Glasplatten und auf Blättern ist absolut kein Unterschied zu finden. Immerhin könnte wenigstens ein Teil des Verflüssigungswassers aus den Blättern stammen. Indes ließ auch diese Möglichkeit sich abweisen. Ich

Digitized by Google

kittete auf zum Teil am Zweig befindliche Blätter von Haseln und Linden etwa 2 cm hohe, oben geschlossene Glasröhrchen, nachdem Rohrzuckerstückchen unter gehöriger Benetzung auf die betreffenden Blattstellen gebracht worden waren. So war einerseits der Zutritt von Wasserdampf ausgeschlossen, andererseits doch die Verdunstung etwa aus den Blättern austretenden Wassers verhindert. Bei dieser Versuchsanordnung blieb die Verflüssigung des Zuckers aus. Entsprechende Resultate hat übrigens früher Eder (Sitzber. d. Wiener Akad., Math.-nat. Klasse, LXXII. Bd., 1. Abt., 1875, p. 241) erhalten. Er kittete die abgezogene Oberhaut verschiedener Pflanzenteile auf cylindrische Röhren, in welche konzentrierte Zuckerlösung oder feingestoßener, trockener Zucker eingefüllt wurde, und stellte sie dann 2 cm tief in destilliertes Wasser. War die Cuticula der Versuchsobjekte für Wasser durchlässig, so mußte in die Röhren hinein solches gesaugt werden. Das Ergebnis der Versuche war, daß die Epidermis von Begonia sanguinea bei trockenem Zucker im Inneren der Röhren 3 Tage, die von B. manicata 2 Tage, eine Korklamelle von Melaleuca spec. mit konzentrierter Zuckerlösung 21 Tage, d. h. bis zum Ende des Versuchs, impermeabel blieb. Bei entsprechenden Versuchen mit salpetersaurem Kalk wurde die dünnste Korklamelle von Melaleuca nach 12 Tagen permeabel, während eine solche von 10—12 Zellschichten und eine Birkenkorklamelle bis zum Ende des Versuches ganz trocken blieben. Exosmose des Salzes fand überhaupt nicht statt. Auch diese Daten machen die geringe Durchlässigkeit der Cuticula deutlich; ja man darf annehmen, daß die schließlich eingetretene Osmose durch chemische Veränderungen derselben bedingt worden sei. Der einzige Vorwurf, welchen man den Eder'schen Versuchen machen könnte und der auch gemacht worden ist, wäre der, daß seine Membranen nicht genügend benetzt gewesen seien. Bei der auch mikroskopisch kontrollierten leichten Benetzbarkeit derselben ist dies aber wenigstens für die Versuche mit Zuckerlösung und salpetersaurem Kalk nicht anzunehmen.

Versuche mit auf Blätter gelegten Rohrzuckerpartikeln hatten im Freien auch an einem kühlen Regentage bei Landpflanzen keinen Erfolg. Ich experimentierte mit Ampelopsis hederacea, Aristolochia Sipho, Begonia spec., Dahlia variabilis, Impatiens balsamina, Lilium lancifolium, Linaria cymbalaria, Opuntia spec., Platanus orientalis und Tropaeolum majus. Blätter der genannten Pflanzen wurden nachmittags mit Rohrzuckerstückchen beschickt und locker über-

Digitized by Google

einander geschichtet liegen gelassen. Nach einigen Stunden zeigte sich noch keine Verflüssigung des Zuckers. Am nächsten Morgen war eine solche eingetreten, das ist aber wieder auf Rechnung der Hygroskopicität zu setzen, wie ein auf Papier gelegtes Kontrollzuckerstück zeigte. Bei einigen der Versuchsblätter, Opuntia und Begonia, wurde die Epidermis entfernt und der Zucker auf die gut abgetrocknete Wunde gebracht. Hier trat die Saugung wirklich ein und bewirkte ein sehr rasches Zerfließen des Zuckers. Dasselbe geschah bei Wasserpflanzen. Brachte ich auf gut abgetrocknete, kurze Zeit an der Luft gelegene Blätter von Hydrocharis morsus ranae und Myriophyllum Rohrzucker, so verflüssigte sich derselbe sofort. Bei Hydrocharis trat die Erscheinung gleich schnell auf der Blattunter- und -oberseite ein. Daß das Wasser den Zellen selbst entzogen wurde, zeigte die rasch zustande kommende Plasmolyse und weiterhin Faltung der Zellwände, welche zur Bildung tiefer Runzeln führte. Dieselbe rasche Verflüssigung aufgelegten Rohrzuckers fand statt bei den untergetauchten Teilen der Luftblätter und den Wasserblättern von Sagittaria sagittifolia und den Wasserblättern und der Unterseite der Schwimmblätter von Nuphar luteum. Auf der Oberseite der letzteren erschien die Verflüssigung erst nach Entfernung der Epidermis. Schwimmblätter und untergetauchte Stengel von Polygonum amphibium verhielten sich wie Teile von Landpflanzen.

Aus dem Gesagten ergiebt sich, daß eine irgend bemerkliche osmotische Saugung von Wasser durch die Cuticula der Blätter von Landpflanzen — nur solche kommen ja für den Honigtau in Betracht — seitens des Blattlausexkrets nicht stattfindet. Auch auf diesem Wege also kann eine direkte Beteiligung der Pflanze am Zustandekommen des Honigtaus nicht erwiesen werden.

In engem Zusammenhang mit der behandelten Frage steht die andere, ob nicht durch ein diosmotisches Eindringen des Honigtaus in die Zellen eine Schädigung derselben herbeigeführt werden könne. In diesem Falle würde man immer noch von einer bestimmten, von den Blattläusen nur indirekt abhängigen Honigtaukrankheit der Pflanzen reden können. Bringt man Kochsalz, Bleizucker, Kalisalpeter, Kaliumbichromat in angefeuchtetem Zustande auf Blätter, so kann ein Eindringen dieser Salze durch die unversehrte Cuticula stattfinden, und es tritt dann ein Absterben der zunächst beteiligten Zellen ein. Um die Wirkung der Salze gut beobachten zu können, wurden Blätter mit rotem Zellsaft benutzt,

Digitized by Google

bei welchen trotz der geringen Durchsichtigkeit sich das Eintreten von Plasmolyse sicherer konstatieren ließ als bei grünen Blättern. Die Versuche wurden in der feuchten Kammer angestellt. Kochsalzstückchen zerflossen zuerst hygroskopisch zu großen Tropfen, unter welchen nach 16 Stunden noch keine, nach 40 Stunden starke Plasmolyse eingetreten war. Salpeter, Bleizucker und Kaliumbichromat wirkten schneller ein. Mit Kaliumbichromat stellte ich auch bei Wasserpflanzen Versuche an. Das aufgelegte Salz drang sehr rasch ein, ohne eine merkliche Saugung zu veranlassen. Unter Glycerin und Rohrzucker fand sich erst nach 72 Stunden Plasmolyse vor. Unter eingedicktem Blattlaushonig von Acer pseudoplatanus trat bei roten Blättern von Corylus tubulosa, bei Acer pseudoplatanus selbst und verschiedenen anderen Pflanzen keine sichtbare Alteration der Zellinhalte ein, obgleich die Versuche fortgesetzt wurden, bis die Honigtropfen ganz von Hefezellen und Hyphen erfüllt waren.

Wir dürfen sonach behaupten, daß der Honigtau eine direkte Schädigung der Zellen infolge osmotischer Vorgänge nicht ausübt. Wie weit er indirekt schädigend wirkt, davon soll später die Rede sein.

Anhang. Wilson's Versuche über die Nektarbildung in den Nektarien.

Anhangsweise sei an dieser Stelle eine Versuchsreihe mitgeteilt, welche mit dem Honigtau nur in sehr losem Zusammenhange steht. Sie betrifft die von Wilson behaupteten Vorgänge in den Nektarien. Die oben angeführte Meinung dieses Autors über die Rolle, welche osmotische Vorgänge bei der Bildung und Erneuerung des süßen Exkrets spielen, stützt sich auf eine nicht große Anzahl von Versuchen, welche durch das hier dargelegte Eingreifen der hygroskopischen Eigenschaften des Rohrzuckers in ein neues Licht gerückt werden.

Ist Wilson's Meinung richtig, so muß die Ausscheidung von Flüssigkeit im Nektarium aufhören, wenn die osmotisch wirksamen Substanzen von seiner Oberfläche entfernt sind. Wilson wusch deshalb die Nektarien mit Wasser ab und beobachtete dann, seiner Angabe nach, wirklich einen Stillstand der Sekretion. Die floralen Nektarien von Fritillaria imperialis erforderten 3 bis 4, die von Eranthis hiemalis und Helleborus purpurascens 2, die von Acer pseudoplatanus „je nach ihrem Alter"

Digitized by Google

1 bis 4 Waschungen, die extrafloralen von Acacia lophantha mußten 1 bis 5 mal, die von Prunus laurocerasus sogar bis 6 mal gewaschen werden, ehe ihre Ausscheidung versiegte.

Überall ließ sich die Sekretion von neuem dadurch hervorrufen, daß man ein Stückchen Zucker auf das trocken gewordene Nektarium legte und das Versuchsobjekt unter eine Glasglocke stellte. In kurzer Zeit bildete sich dann auf dem Nektarium ein Flüssigkeitstropfen. Für Prunus laurocerasus wird angegeben, daß diese künstlich erzeugte Sekretion bereits nach einmaligem Waschen wieder aufhörte. Schon 1884 hat GARDINER (Proceedings of the Cambridge philos. soc., V, p. 35) Einwände gegen die WILSON'schen Versuche erhoben. Er meint, die osmotische Thätigkeit der starken Rohrzuckerlösungen ließe sich nicht mit der des Nektars, der z. B. bei Fritillaria nur 1% Zucker enthält, vergleichen und außerdem störe das Waschwasser wohl durch Ausziehen von Zucker aus den Nektariumzellen deren inneres Gleichgewicht. Versuche wurden von ihm nicht mitgeteilt. Meine eigenen an Prunus laurocerasus gesammelten Erfahrungen lehren, daß der scheinbare Wiederbeginn der Sekretion unter dem Einfluß des Zuckers nichts anderes ist als das hygroskopische Zerfließen desselben in der feuchten Luft der Glasglocke. Ward der durch den Zucker entstandene Tropfen abgewischt, so blieben die Nektarien zunächst ebenso trocken, wie sie vorher waren. Wo später dann wieder Exkretion eintrat, war dieselbe von dem aufgelegten Zucker ganz gewiß unabhängig.

Meine Beobachtungen sind an kurzen, in Wasser unter eine Glasglocke gestellten Zweigen gemacht. Die Glasglocke war teilweise mit feuchtem Fließpapier bekleidet.

Zu Beginn des Versuches trockene Nektarien begannen unter der Glocke nach Ablauf verschiedener Zeiträume zu secernieren. Bei allen 42 Nektarien war die Sekretion nach 12 Stunden noch nicht eingetreten; von denen, bei welchen der Eintritt der spontanen Sekretion abgewartet wurde, hatte dieselbe bei 17 zwischen 24 bis 30 Stunden, bei 14 nach 36 Stunden, bei 1 nach 4, bei 3 nach 5 Tagen begonnen. Dieser langsame und unregelmäßige Anfang der Absonderung mahnt schon zur Vorsicht bei der Beurteilung der Versuche mit Rohrzucker. Zehn trockne Nektarien wurden nach ca. 12-stündigem Verweilen unter der feuchten Glocke mit Rohrzuckerstücken belegt, welche am nächsten Morgen sämtlich hygroskopisch zerflossen waren. Nach dem Abwischen und Abwaschen der entstandenen Tropfen ging die Sekretion weiter

Digitized by Google

und hatte, als der Versuch nach 8 Tagen unterbrochen wurde, noch nicht aufgehört. Die WILSON's Theorie entsprechende Annahme, daß hier durch den Zucker die dauernde Absonderung wieder angeregt worden sei, würde irrig sein, denn die Nektarien hätten auch ohne den Rohrzucker in der angegebenen Zeit wieder zu secernieren angefangen. Seine Bedeutungslosigkeit wurde auch dadurch erwiesen, daß trotz zehnmal in Zeiträumen von 6,12 und einmal 36 Stunden wiederholten Abwaschens mit reichlichen, z. T. lauwarmen Wassermengen und nachfolgendem Abwischen mit Fließpapier, wobei sicherlich schon das erste mal jede Spur des Zuckers verschwand, die Sekretion stets in unverminderter Stärke wiederkehrte. 14 Nektarien eines anderen Zweiges fuhren trotz 17-maliger gründlicher Abwaschung — darunter 7 mal in Zwischenräumen von 1—2 Stunden — fort zu secernieren, ohne daß das Sekret an Süßigkeit abzunehmen schien. Von 15 weiteren Fällen, in welchen trockene Nektarien mit Rohrzucker beschickt wurden, stellte sich in 9 nach dem Abwischen des zerflossenen Zuckers keine Sekretion wieder ein, bei 3 trat sie einen Tag später, bei 2 erst nach mehreren Tagen und nur bei einem sofort wieder auf; man darf ruhig annehmen, daß auch hier ohne die Dazwischenkunft des Rohrzuckers die Sekretionserscheinungen ganz in derselben Weise sich abgespielt haben würden. Die WILSON'schen Versuche besitzen demnach keine Beweiskraft. Bei Prunus laurocerasus speziell ist die Nektarabsonderung ausschließlich von Vorgängen im Zellinneren abhängig.

Kapitel IV.

Die Nahrungsaufnahme der Pflanzenläuse.

1. Einleitung.

Die Art und Weise, wie die Aphiden ihre Nahrung aus den Pflanzen beziehen, ist in den bisherigen Arbeiten über jene Tiergruppe immer nur kurz berührt worden. Ich hatte daher Veranlassung, gelegentlich der im Vorstehenden mitgeteilten Untersuchung auch dieser Frage näher zu treten.

Digitized by Google

Nach KALTENBACH, BUCKTON u. a. besteht der Mund der Aphiden aus einem von der Ober- und Unterlippe gebildeten Rüssel, Rostrum, Proboscis, Haustellum, in welchem sich eine Anzahl langer Borsten, die Mandibeln und ersten Maxillen, befinden. Der Rüssel liegt im Ruhestande der Brust an und reicht so gewöhnlich bis zur Einlenkung der Mittelbeine, kann aber auch an Länge den ganzen Körper übertreffen. Seinen Hauptteil bildet die Unterlippe (vgl. Fig. 9). Sie stellt eine aus 3 hintereinander liegenden Gliedern zusammengesetzte Scheide vor, welche oben mit einer tiefen, feinen Rinne versehen ist, die das Tier nach Belieben aufklaffen oder zusammenziehen kann. Von den drei Scheidengliedern ist das hinterste das längste, die übrigen sind viel kürzer. Die Oberlippe besteht aus einem an der Rüsselbasis gelegenen Wulst, der sich nach der Schnabelspitze zu in einen die offene Rinne des ersten Scheidengliedes zum Teil deckenden spitzen Fortsatz verlängert. Die Borsten sind bedeutend länger als der Rüssel und können aus ihm weit hervorgestreckt werden.

2. Wirkungsweise der Mundborsten der Pflanzenläuse.

Was nun das Saugen selbst angeht, so wurde früher die Scheide als eigentliches Saugorgan betrachtet, woher ihr auch der Name Haustellum zu teil geworden ist. Die Borsten sollten nur als Stechorgane funktionieren, mit welchen das Tier die oberflächlichen Zellen der Nährpflanzen öffnen würde, um den ausfließenden Saft zu trinken. Nach KALTENBACH (l. c. p. XIII) ist ihre Thätigkeit sogar noch verwickelter. „Von den Borsten", sagt er p. XIII seiner citierten Monographie, „kann das Tier die eine um die andere nach Belieben vorschieben und etwas zurückziehen, so daß bald eine, bald zwei, bald sämtliche Borsten die Wunde treffen und vergrößern. Durch diese Bewegungen beschleunigen sie das Ausfließen des Saftes, der gleichzeitig dadurch in den Mund hinaufgepumpt wird." Auch BUCKTON (Monograph of the British Aphides I, p. 17) läßt, wohl auf KALTENBACH gestützt, die Säfte durch eine Art „alternierender oder Pumpbewegung" in den Mund der Tiere gelangen, „analog der, welche man bei dem Rüssel der Honigbiene wahrnimmt". Sowohl KALTENBACH's als BUCKTON's Äußerungen geben indes keine klare

Digitized by Google

Vorstellung von der Sachlage. Es ist nicht recht begreiflich, auf welche Weise die glatten, an den Vorderenden zugespitzten Borsten als Pumpenstempel wirken sollen, und der Vergleich mit dem Bienenrüssel trägt nicht zur Aufhellung der Frage bei. Wir lassen die beiden Angaben daher beiseite und schließen uns den neueren Autoren an, welche den Saugprozeß bei den Blattläusen als analog dem der übrigen Schnabelkerfe ansehen.

Versucht man einen sehr feinen Glasfaden, welchen man unschwer in der ungefähren Stärke des Blattlaus-Borstenbündels herstellen kann, in einen Pflanzenteil einzustechen, so wird dies nicht gelingen, weil der Faden sich biegt und man deswegen nicht imstande ist, seine Spitze gerade in die Cuticula hineinzudrücken. Derartige Biegungen der Borsten vor dem Einstich unmöglich zu machen, ist die Funktion der Scheide des Blattlausmundes. Sie wird beim Saugen auf die anzustechende Stelle aufgedrückt und verhindert das Ausweichen der von ihr fest umschlossenen Stechorgane. Mit dieser Leistung steht auch ihre Länge im Zusammenhang. Sie ist kürzer bei den Blattläusen, welche an Pflanzen saugen, deren Epidermis frei zu Tage liegt oder nur von kurzen Haaren bedeckt wird, verhältnismäßig lang, selbst bedeutend länger als das ganze Tier bei Rindenläusen, wo sie sich durch dünnere oder dickere Peridermschichten durchdrängen muß, um ihr Ende an die Stichstelle ansetzen zu können.

Die Borsten dringen, zu einem Bündel vereinigt, in die Nährpflanze ein. Ihrer Feinheit wegen ist es sehr schwer, über ihr Verhalten zu voller Sicherheit zu gelangen. Mit Hilfe guter Zeiss'scher Systeme gelang es mir aber, wenigstens eine klare Vorstellung davon zu gewinnen. Bei einem Lachnus auf der Rinde junger Zweige von Picea alba Lk. hatte das Bündel den in Fig. 1 dargestellten Querschnitt. Die beiden äußeren mondförmigen Körper sind die Durchschnitte der beiden Oberkiefer. Dieselben sind hohle Chitingräten, welche mit breiter flaschenförmiger Basis im Kopfe des Tieres befestigt sind und von da aus überall gleich dünn bis zu dem zugespitzten Ende verlaufen. Sie stellen, wie man sieht, nicht Rinnen, sondern wirkliche Röhren dar, welche ich vorne für geschlossen halte, obwohl eine absolute Sicherheit darüber kaum zu erlangen sein dürfte. Die Spitze trägt an den Seiten kleine Rauhigkeiten, welche an die stärkeren Haken und Zähne anderer Schnabelkerfmandibeln erinnern.

An Stelle der Unterkiefer zeigt der Querschnitt nur einen einzigen Körper mit 2 hellen Flecken, den Durchschnitten einer

Digitized by Google

größeren und einer kleineren Höhlung im Inneren. Daneben erscheinen in Fig. 2, dem Querschnitte des Borstenbündels von Aphis Avenae Fb., noch nicht mehr recht erkennbare Zeichnungen, deren Deutung dahingestellt bleiben muß. Diese Bilder entsprechen dem Anblick, welchem man begegnet, wenn man unterhalb einer festsitzenden Blattlaus einen raschen Horizontalschnitt führt. Man schneidet dann die Blattlaus von dem in der Pflanze stecken bleibenden Borstenbündel ab. Ragt das letztere etwas aus der Pflanze hervor, so klafft es in drei Teilen, eben denen, welche man im Querschnitt unterscheidet, auseinander. Die beiden Oberkiefer rollen sich dabei fast ganz nach außen um, während das dritte Stück ziemlich gerade bleibt. Dieselbe Dreiteilung findet man bei freien Läusen, welche die Borsten etwas aus der Scheide hervorgestreckt haben. Solche Ansichten veranlaßten die älteren Beobachter, auch Buckton, den Blattläusen nur drei Borsten zuzuschreiben. Thatsächlich aber besteht das Mittelstück der Figg. 1 und 2, wie bei anderen Hemipteren, aus zwei ineinander gefalzten Teilen, deren jeder einer selbständigen Unterkieferborste entspricht. Eine jede der letzteren besitzt auf der Innenseite zwei Rinnen, welche in dem Bündel zu den im Querschnitt sichtbaren Kanälen zusammenschließen. Mit einiger Geduld läßt sich die Trennung der beiden Unterkiefer ausführen. Drücken und Reiben mit dem Deckglase führt nicht leicht zum Ziele; sucht man aber in dem Blattlauskopfe die flaschenförmigen Anfänge der Borsten auf, so findet man diese getrennt und kann von ihnen aus, indem man den ganzen Kopf in zwei Teile zerreißt, unter der Präparierlupe die Borsten bis zur Spitze auseinanderziehen. Die Frage, wie der beschriebene Apparat arbeitet, ist nicht leicht zu beantworten. Gewöhnlich wird angegeben, daß die Oberkieferborsten die eigentlichen Stechorgane seien, während die Unterkieferrinne wesentlich nur zum Saugen vorhanden wäre. Letzteres ist zweifellos der Fall. Wie für andere Hemipteren nachgewiesen ist, steigt der Nahrungssaft in dem weiteren der beiden Kanäle in die Höhe, teils kapillar, teils durch Saugung vom Schlunde her. Von der vermutlichen Funktion des zweiten Kanals wird später die Rede sein.

Von der Wegsamkeit der Kanäle kann man sich leicht überzeugen. Läßt man in Alkohol aufbewahrt gewesene Borsten bei gelindem Erwärmen trocknen, so füllen die Kanäle sich mit Luft, die dann bei Wasserzusatz in deutlich sichtbarer Weise von diesem verdrängt wird.

Nicht so sicher festgestellt ist die Art der Ausführung des Stiches

Digitized by Google

selbst. Daß die Oberkieferborsten die Zelle, welche die Nahrung liefern soll, anstechen, ist nicht wahrscheinlich. Ihre Enden sind etwas gegen die Unterkieferborsten hin gekrümmt und verhältnismäßig stumpf, was sie zum Eröffnen eines feinen Saugloches, das eben nur die Weite des Saugrohres haben darf, nicht sehr geeignet erscheinen läßt. Eine genaue Analyse der Spitzen der Unterkieferborsten muß ich den Zoologen überlassen. Was ich an scharfen Linien mit starken Zeiss'schen Systemen zu Gesicht bekam, zeigen die Figuren 3a, b und c. 3c stellt einen mittleren Teil einer der Saugborsten, von der Fläche gesehen, dar, a und b sind verschiedene Ansichten der Borstenspitzen. Die Linien links in 3c halte ich für den Ausdruck von Erhabenheiten, welche in Rinnen der anderen Saugborste passen; die Linien rechts begrenzen den engeren der beiden Kanäle, deren weiterer die Mitte der Figur einnimmt. a und b zeigen, daß die Borstenmembran sich über die vermutliche Mündung des kleineren Kanals hinaus äußerst fein zuspitzt.

Die Dienste der Oberkieferborsten werden uns klar, wenn wir überlegen, welche Menge von Hindernissen die Blattlaus zu überwinden hat, ehe sie zu der Nahrung spendenden Zelle gelangt. Zuerst sind die Außenwände der Epidermiszellen zu durchbohren, welche oft noch mit einem Wachsüberzug bedeckt sind, der den Saugkanal zu verstopfen droht. Da die Thiere gewöhnlich nicht aus den oberflächlichen Zellen trinken, sondern oft sehr tief einstechen, kommt hierzu noch eine ganze Reihe anderer Zellwände, Intercellularsubstanz und eventuell festere Bestandteile der Zellinhalte. Alle diese Widerstände werden von den Oberkieferborsten durch Zerstören und Auseinanderdrängen beseitigt. Ist so das Saugrohr glücklich an Ort und Stelle gelangt, so wird es allein in die Nährzelle eingestochen, worauf seine beiden Teile an der Spitze etwas auseinanderklaffen, um dem Nahrungsstrome einen bequemeren Eintritt zu gewähren. Die Oberkieferborsten sind im Innern der angesaugten Zelle nicht zu entdecken. Sie liegen außerhalb derselben, vielleicht mit ihren Rauhigkeiten, wo solche vorhanden sind, gleichsam verankert, und verhindern so, daß während des Saugprozesses der ganze Apparat sich von der Stelle bewegt. J. H. List, der starke Zähne an den Stechborsten der zu den Schildläusen gehörigen Orthezia cataphracta Shaw. beschreibt, ist der Ansicht, dieselben wirkten beim Einbohren der Borsten wie eine Säge. Davon kann aber wohl kaum die Rede sein, denn um ein Loch zu stoßen, ist ohne Zweifel ein glattes

Digitized by Google

Instrument am Platze, während Sägezähne nur hemmend wirken würden. Besonders klar zeigt die beschriebene Art des Einstichs die Fig. 4. Sie stellt das Borstenbündel der auf den Blütenstielen von Tanacetum vulgare lebenden Aphis Tanaceti L. im Saugen aus einer Weichbastzelle begriffen dar. Die zarten Enden der Unterkieferborsten sind den stumpferen Oberkiefern vorausgeeilt und klaffen im Innern der Nährzelle. Auch in Fig. 5, welche dem Weichbast von Sinapis alba entnommen ist, finden wir das Ende des Bündels dünner, als dasselbe mit den Oberkieferborsten sein würde. Leider ist nicht zu sehen, wo diese sich dem Saugrohre anlegen. Eine derselben wenigstens erkennt man in der auf eine schwarze Blattlaus von den Blättern von Cucurbita Pepo bezüglichen Fig. 6, an welcher außerdem sehr schön das Klaffen des Saugrohres wahrzunehmen ist.

3. Verlauf der Stiche im Inneren der Pflanze.

Wir wollen nun untersuchen wie der ganze Verlauf des Stiches einer Blattlaus in verschiedenen Fällen sich gestaltet.

Aphis Cardui L. ist eine ziemlich große Blattlaus, welche sich durch einen besonders breiten, stark glänzenden Rücken auszeichnet. Sie sitzt in dichten Kolonien den Sommer über an Stengelspitzen und Ästen der Malve, des Kreuzkrauts und verschiedener Disteln. Ich habe sie im August an Carduus crispus beobachtet, wo sie in zahlreichen Gruppen die ausgewachsenen Stengelteile bewohnte. Diese bieten im Querschnitt folgendes Bild. Unter den mit ziemlich starken Außenwänden versehenen Epidermiszellen findet sich eine Zellschicht, welche ihr, was die Größe ihrer Glieder angeht, sehr ähnlich sieht. Daran schließt sich das ziemlich großzellige und dünnwandige Rindenparenchym, welches unter der Epidermis stellenweise durch Collenchymgruppen unterbrochen ist. Weiter nach innen trifft man den Ring der Gefäßbündel, welche ziemlich breite Markstrahlen zwischen sich lassen, deren Zellen, wie die des Markes selbst getüpfelt und verholzt sind. Die einzelnen Gefäßbündel besitzen auf ihrer Außenseite einen starken Beleg sehr dickwandiger Bastfasern, um welche sich außen noch eine Scheide langgestreckter, dünnwandiger Schläuche hinzieht, welche mit einem Sekrete erfüllt sind. Im Gefäßbündel selbst unterscheiden wir den Gefäß- und Siebteil, ohne uns auf deren nähere Zusammensetzung einzulassen.

Um den Stich einer Blattlaus zu fixieren, ist es nötig, das

Digitized by Google

im Saugen begriffene Tier möglichst rasch zu töten, weil es sonst mit großer Geschwindigkeit die Borsten aus der Pflanze herauszieht. Stoll hatte dazu Äther angewandt, ich benutzte nahezu kochenden Alkohol, in welchen die mit Läusen besetzten Pflanzenteile untergetaucht wurden. Kalter Alkohol tötet die Tiere viel zu langsam; andererseits darf er auch nicht kochen, weil bereits die aufsteigenden Gasblasen leicht eine Anzahl derselben loslösen.

Die Abbildung Fig. 7 zeigt einen ziemlich dicken Stengelquerschnitt von Carduus crispus, welcher, um ihn durchsichtig zu machen, mit Eau de Javelle behandelt worden ist. Das Borstenbündel steckt im Inneren der Pflanze mit den herausragenden drei Teilen, von welchen oben die Rede war. Man sieht, daß das Tier in die Zwischenwand zwischen zwei Epidermiszellen eingestochen hat. Auch weiterhin verlaufen die Borsten zwischen den Zellen, diese auseinanderdrängend und unter Hin- und Herbiegen den Richtungen ihrer schwach gebogenen Wände folgend. So gelangt das Bündel bis zu den Sekretschläuchen, deren Wände zu dünn sind, um eine Spaltung zuzulassen. Es dringt daher in sie ein, um aber bald ein neues Hindernis in den Bastfasern zu finden, deren außerordentlich dicke Membranen das Tier nicht zu durchbohren vermag. Dieselben werden daher umgangen, indem die Borsten senkrecht zu ihrer bisherigen Richtung einen Sekretschlauch nach dem anderen durchstechen, bis sie in den Markstrahl zwischen zwei Bündeln gelangen. Hier tritt eine sehr eigentümliche Erscheinung ein. Die Spitze des Borstenbündels biegt plötzlich nach rückwärts um und gelangt so in den Weichbast. Dort macht sie Halt. Offenbar ist nun die Stelle erreicht, wo das Saugen beginnen kann.

Andere Schnitte zeigen den intercellularen Verlauf des Stiches im Rindenparenchym weniger streng festgehalten. Gewöhnlich aber hat er die Richtung nach dem Weichbast.

Betrachten wir ein anderes Beispiel.

Auf der Unterseite der Blätter von Viburnum Opulus L. lebt eine olivengrüne Blattlaus, Aphis Viburni, welche sich dadurch schon von weitem bemerklich macht, daß unter ihrem Einflusse die Blätter der Pflanze sich nach unten hin etwas zusammenkrümmen. Ihre Kolonien sitzen meist an den Blattnerven entlang und zeigen schon dadurch, daß auch sie ihre Nahrung dem Gefäßbündel entnehmen. Auf einem Querschnitte durch einen Nerven findet man die Epidermiszellen stark cuticularisiert und hoch konvex und selbst höckerförmig nach außen gewölbt. Die

Digitized by Google

Wände der Parenchymzellen sind dicker als bei Carduus crispus, lassen zwischen sich aber eine schwach lichtbrechende und also wohl wenig dichte Intercellularsubstanz. Auch hier geschieht der Einstich zwischen zwei Zellen, und es gehen die Stiche großenteils intercellular, oft mannigfach sich hin und her wendend in den Weichbast hinein (Fig. 8).

Einen ähnlichen Weg zeigen die Borstenbündel von Aphis Tanaceti L., Aphis Avenae Fb., Aphis Sambuci L., Aphis Papaveris Fb., Aphis Evonymi Fb., von Aphiden auf Gymnadenia conopea, verschiedenen Aroideen, Malva taurinensis, Abutilon spec. und anderen. Überall gehen die Stiche tief in das Gewebe der Stengel und Blätter hinein, oft auf langen Strecken intercellular verlaufend, und gewöhnlich konnten sie bis in den Weichbast verfolgt werden.

Besonders interessante Fälle von intercellularem Stichverlauf bot eine Kolonie der schwarzen Aphis Papaveris Fb., welche am oberen Teile eines blühenden Stengels von Papaver collinum ihren Sitz aufgeschlagen hatte. Unter dem stellenweise collenchymatisch entwickelten Rindenparenchym finden sich hier einige Zellschichten mit derben, verholzten Membranen, welche ganz allmählich in die größeren dünnwandigen Markzellen übergehen. Die Gefäßbündel liegen einzeln in der Grenzzone zwischen den verholzten Zellen und dem Mark, nach außen von je einer mäßig dickwandigen Hartbastgruppe begleitet. Das Ziel der Stiche ist wieder der Weichbast der Gefäßbündel (Fig. 9). Daß, um ihn zu erreichen, das Rindenparenchym von den Borsten größtenteils intercellular durchsetzt wird, überrascht nicht, denn es verhält sich bezüglich der Wandstärke ungefähr wie das von Carduus crispus; bemerkenswert aber ist, daß sie auch den Ring sklerotischer Zellen und den Hartbast intercellular passieren (Fig. 12). Namentlich auf Längsschnitten ist gut zu erkennen, wie die Stiche in der Mittellamelle verlaufen und die Verdickungsschichten dabei auseinandergedrängt werden (Figg. 10 und 11). Letztere verlieren auf diese Weise viel von ihrer Bedeutung für das stechende Tier. Selbst wenn sie stärker wären, würden sie ihm kein wesentliches Hindernis entgegensetzen, da sie nicht durchbohrt, sondern nur zur Seite geschoben zu werden brauchen.

Auch unter den untersuchten Schildlausstichen schließen einige sich dem eben geschilderten Typus an. Eine kleine, hellgelbe Coccide auf Pteris allosora und eine größere auf den Blättern einer Raphidophora stachen ebenfalls oft in sehr auffallender

Digitized by Google

Weise nach den Gefäßbündeln hin, indem sie das zwischen ihnen und der Epidermis liegende Gewebe teils inter-, teils, und zwar vorwiegend, intracellular durchbohrten und auch Coccus Cacti, die Cochenille-Schildlaus, ist hierher zu rechnen. Anders verhielten sich kleine Cocciden der Blätter von Cattleya crispa und jüngerer Sprosse von Opuntia chimochyla. Die lederigen Blätter der erstgenannten Pflanze fand ich im Warmhause des Jenaer botanischen Gartens von zwei vielleicht nur verschiedene Altersstufen derselben Tierart darstellenden Schildläusen, auf der Blattober- und -unterseite ziemlich stark befallen. Das Borstenbündel der Tiere durchsticht die Epidermis an beliebigen Punkten und geht dann durch die Zelllumina bald mehr, bald weniger tief in das Blatt hinein; einmal konnte ich es bis zur Epidermis der dem Einstich entgegengesetzten Blattseite verfolgen. Die von starken Sklerenchymscheiden umhüllten Gefäßbündel üben keinerlei Anziehung auf das Tier aus. Die Borsten können dicht an ihnen vorbeilaufen, ohne die geringste Biegung nach ihnen hin zu machen. Interessant ist ein Blick auf die erstaunlich starken Außenwände der Epidermiszellen, deren Durchbohrung den zarten Borsten indes durch ihre Struktur erleichtert wird. In ihrem äußeren Teile zeigen sie eine zu ihrer Fläche senkrechte Streifung, aus welcher wohl geschlossen werden darf, daß sie in dieser Richtung relativ leicht spaltbar sind. Die gewöhnliche, der Blattfläche parallele Schichtung ist auf einen ziemlich dünnen innersten Teil der Wand beschränkt.

Die Untersuchung der Stiche des der auf der Cattleya gefundenen Schildlaus ganz ähnlichen, vielleicht mit ihr identischen Tieres auf Opuntia chimochyla ergab einen analogen Befund. Unter der Epidermis liegt hier eine dünne Schicht dickwandiger Zellen mit großen Tüpfeln, der sich dann das chlorophyllhaltige, dünnwandige Parenchym, mit Schleimzellen untermischt, anschließt. Ihm sind 1—2 Millimeter tief unter der Oberfläche die ersten Gefäßbündel eingebettet. Die Länge der Borsten würde vollkommen ausreichen, um in ihren Siebteil zu gelangen, der auch von keinerlei mechanischen Hindernissen umgeben ist. Auffallenderweise stechen aber die Tiere nicht einfach vertikal in die Pflanze hinein, sondern nur jene starkwandigen Zellschichten unter der Epidermis werden vertikal durchsetzt, dann aber nimmt das Borstenbündel meist eine schiefe, nicht selten der Oberfläche nahezu parallele Richtung an. Unter mancherlei Windungen, die es in einem Kreise fast wieder zu der Einstichstelle zurückführen können, durchsticht

Digitized by Google

es die Zellen, sich der Epidermis bald nähernd, bald sich wieder weiter von ihr entfernend, wie man durch Kombination mehrerer aufeinander folgender Flächenschnitte erkennen kann.

Bei einer Birne, welche mit den bekannten kleinen, kommaförmigen Schildern bedeckt war, konnte ich ebensowenig wie bei den vorhergehenden Beispielen eine Beziehung zwischen Stich und Gefäßbündel auffinden. Dasselbe gilt von anderen Schildläusen, welche am Blattstiele von Chamaerops humilis angesiedelt waren und von den Cocciden, welche einige Citrusblätter aus Algier in großer Anzahl bedeckten. Der letztere Fall besonders erwies sich als ein gutes Beispiel für der Oberfläche annähernd parallelen Stichverlauf im grünen Parenchym eines nicht fleischigen Blattes.

Einen dritten Typus von Stichen endlich wiesen eine Rindenlaus (Lachnus pinicola Kltb.?) und einige Wurzelläuse auf.

Den weißbestäubten Lachnus fand ich an mehrjährigen Zweigen von Picea alba Lk. in ziemlich großen Horden ansitzend. Das Ziel des Tieres ist die diesjährige Siebröhrenregion, welche unmerklich in das Cambium übergeht. Um dahin zu gelangen, hat es dicke Massen zusammengedrückter Peridermschichten, das stärkehaltige Rindenparenchym mit seinen Oxalatzellen und ebenfalls zusammengedrückte ältere Siebteile zu passieren. Den Hindernissen entsprechend sind die Borsten verhältnismäßig stark, was sie zu besonders geeigneten Objekten zum Studium der Struktur dieser Organe macht. An ihnen beobachtete ich die früher erwähnten seitlichen Zähne der Oberkieferspitzen. Die Stiche gehen in gerader Richtung in die Gewebe hinein, indem sie lebende und tote Zellen ohne weiteres durchbohren.

Die Stiche der untersuchten Wurzelläuse haben mit den eben beschriebenen den geraden intracellularen Verlauf zum Siebteile gemein. Ich beobachtete sie bei Lampsana communis und Sonchus oleraceus, deren Wurzeln von wenig zahlreichen Gruppen einer graugelben, bestäubten Pflanzenlaus (Trama radicis Kltb.?) bewohnt waren. Die Tiere saßen auf etwa sälteren Wurzeln, die schon sekundäre Rinde gebildet hatten, und machten der Untersuchung durch ihre geringe Seßhaftigkeit große Schwierigkeiten. Auch bei der Reblaus, deren Stiche ich in einigen der Wurzelspitzenanschwellungen (Millardet's Nodositäten) zu beobachten Gelegenheit hatte, erwiesen sich dieselben intracellular und konnten, wenn auch nicht immer, in den Siebteil verfolgt werden.

Digitized by Google

Überblicken wir noch einmal kurz die beschriebenen Vorkommnisse, so finden wir im ersten Typus Stich in Cambium- oder Siebteile unter völliger oder teilweiser Umgehung der sonstigen Parenchymzellen; im zweiten: Stich in das Parenchym unter Durchbohrung der Zellen; im dritten endlich wieder Stich in Cambium- oder Siebteile, aber unter Durchbohrung der zu passierenden Zellen, ähnlich wie im zweiten Typus.

4. Sekretausscheidung während des Stechens.

In seinem Werke über die Rebsorten, welche widerstandsfähig gegen die Phylloxera sind (Hist. des principales var. et espèces de vignes d'origine américaine qui resistent au Phylloxera, Paris, Bordeaux, Milan, 1885, p. VIII), erwähnt MILLARDET beiläufig „quelques bourrelets de cellulose", welche allein den Durchtritt der Saugborsten durch die vollkommen lebendig gebliebenen Zellen bezeichnen, und schon früher hat ED. PRILLIEUX eine ähnliche Beobachtung an den Stichen der Blutlaus gemacht (Ann. de l'Inst. nat. agron. No. 2, 2e année, 1877—1878, p. 39—49. Etudes sur les altérations produites dans le bois du pommier par les piqûres du puceron lanigère. Nach Ref. im Bot. Centralblatt, 1880, p. 436, und JUST's Jahresbericht). Nach ihm dringt der „dreiteilige" Insektenstachel bis in die Cambialschicht ein, und der oft verzweigte Stechkanal ist mit einer organischen, durch Jod gelb werdenden, sich in Chlorzinkjod nicht bläuenden Scheide ausgekleidet, welche aus einer cellulose-artigen Substanz besteht.

In der That drängt sich bei der Untersuchung von Pflanzenlausstichen eine derartige Erscheinung der Beobachtung auf. Betrachtet man z. B. die Stichkanäle der oben erwähnten Wurzellläuse, so findet man dieselben von je einer Schicht glänzender Substanz umhüllt, welche nur da, wo sie in eine Zellwand eintreten, Unterbrechungen erleiden. In den Zellen der Wurzelrinde von Lampsana communis (Fig. 15) ist die Schicht dicker und nach den Zellen schärfer in Abschnitte geteilt als in demselben Gewebe bei Sonchus oleraceus (Fig. 16), wo sie nur ein ziemlich dünnwandiges Rohr darstellt. Auch in den Stichen des Lachnus pinicola KLTB. (?) macht sich die Substanz bemerklich, indem sie entweder ähnlich wie in den vorigen Fällen auftritt oder selbst fast die ganzen Lumina durchstochener Zellen ausfüllt (Fig. 17, 18). Im ersten Moment kommt man in der That unwillkürlich auf den Gedanken, daß man es hier mit Cellu-

Digitized by Google

lose-Abscheidungen zu thun habe, wie sie das Protoplasma als Umhüllung in die Zellen eingedrungener Pilzfäden bilden kann, aber eine weitere Ausdehnung der Beobachtungen lehrt, daß es sich um gänzlich hiervon verschiedene Dinge handelt. Die glänzende Substanz tritt auch auf in Intercellularräumen und wird sogar gerade hier besonders auffallend. Untersuchen wir zum Beispiel Stichstellen im Querschnitt der intercellularraumreichen Blätter von Tulipa viridiflora, so finden wir das Borstenbündel von seinem Austritt aus einer Zellwand in den angrenzenden Intercellularraum anfangend von einer dicken Scheide umgeben, welche es durch die ganze Weite der Intercellulare begleitet und außerdem noch zapfenförmige Fortsätze nach vom Stichkanale aus divergierenden Richtungen treiben kann (Fig. 19, 20, auch 21 aus dem Stengel von Sambucus nigra). Die Substanz der Scheide blieb in Stichen von Aphis Brassicae L. und Coccus Cacti L. in Wasser und Alkohol in der Kälte wie bei Siedehitze und auch in Äther unverändert. Bei Coccus Cacti wurde auch das Verhalten der Scheide gegen Chloroform und Terpentinöl untersucht und festgestellt, daß dabei keine merkliche Veränderung eintrat. Mit Jod in Jodkalium färbte sich die Scheide bei beiden Tieren braun wie verholzte Membranen bis auf eine bei der Aphis beobachtete zarte äußere Schicht, welche schwächer gefärbt wurde. Auf Zusatz konzentrierter Schwefelsäure zu den mit Jod behandelten Objekten hob sich jene dünne äußere Schicht 'mit blauer Farbe von der übrigen Masse ab, welche ohne Blaufärbung etwas aufquoll und schließlich schwarz wurde. An anderen Fällen zeigte sich, daß die Scheide sich mit Chlorzinkjod gelb färbt, in Eau de Javelle verschwindet und mit dem Schulze'schen Mazerationsgemisch zu einer vakuoligen Masse wird.

Aus Cellulose besteht nach diesen Reaktionen die Scheidensubstanz jedenfalls nicht. Sie ist aber auch keine Cuticularsubstanz-ähnliche Masse, woran man bei ihrer Gelbfärbung mit Chlorzinkjod anfangs wohl zu denken geneigt ist, da derartige Produkte in Intercellularräumen ja nicht selten gebildet werden, sondern wir haben in ihr eine eiweißartige Substanz zu erblicken. Sie färbt sich mit Millon's Reagens so intensiv rot, daß man diese Färbung bei ihrer Aufsuchung verwerten kann, und giebt mit Kupfervitriollösung und Kalilauge die violette Biuret-Reaktion. Die folgenden Beobachtungen lehren, daß sie ein tierisches Produkt darstellt.

In weiten Intercellularräumen kann man die Masse manchmal

Digitized by Google

in großen Tröpfchen den Borsten ansitzen sehen, ohne daß diese irgendwie mit eventuellen Belegen der Zellwände in Verbindung stünden. Ferner ragt sie häufig noch in Gestalt eines kleinen Zapfens aus dem Stichloche über die Oberfläche der Pflanze hervor, und schließlich läßt sich experimentell darthun, daß der Lebensprozeß der letzteren nicht bei ihrer Bildung beteiligt ist. Schwarze Blattläuse von den Blättern von Tulipa viridiflora (Aphis Papaveris?) und braune von Ixia nubiensis ließen sich auf abgekochte Blätter von Gymnadenia conopea bezw. auf abgekochte jüngere Blattteile der Ixia, welche noch völlig von einem älteren Blatte eingeschlossen gewesen waren, übertragen, wo sie sich festsetzten und normal einstachen. Dabei bildeten sich dieselben Scheiden wie in lebenden Objekten. Dasselbe kann man beobachten, wenn man die Tiere in lebende Pflanzenteile einstechen läßt und gleich nach dem Stiche untersucht. Es gelang mir dieser Versuch mit den eben erwähnten Tieren auf Blättern von Arum ternatum und Blütenständen von Anthericum ramosum. Sie ließen sich bequem übertragen und saugten sich rasch fest. Wenige Minuten nach dem Angriff wurde die betreffende Stelle des Pflanzenteils ausgeschnitten und in Alkohol gelegt. Auch hier war der Verlauf der Stiche durch die beschriebene Masse kenntlich gemacht; in der kurzen Zeit aber hätte sie von der Pflanze nicht gebildet werden können. Sie muß mit dem Borstenbündel selbst in die Pflanze hineingebracht worden sein, und ihren Ursprungsort haben wir wohl in den Speicheldrüsen zu sehen, deren Vorhandensein bei Pflanzenläusen von Mark (Beiträge zur Anat. u. Histol. der Pflanzenläuse, Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 13, Bonn 1877) und anderen nachgewiesen worden ist. Nur das dünne Außenhäutchen, welches die Cellulosereaktion giebt, ist von der Pflanze gebildet und lehrt, daß die durchstochenen Zellen noch zu Lebensäußerungen fähig sein können.

Fragen wir nach dem Wege, auf welchem die glänzende Substanz in die Wunden gelangt, so bieten sich uns zwei Möglichkeiten dar: entweder wird sie durch einen der von den Maxillarborsten gebildeten Kanäle an der Spitze des Borstenbündels ausgeschieden, oder sie tritt auf dessen ganzer Länge zwischen den Borsten hervor. Eine Entscheidung hierüber konnte der Kleinheit der in Betracht kommenden Objekte wegen nicht durch direkte Beobachtung gewonnen werden, aber ich glaube durch folgende Überlegung zu einer der Sachlage entsprechenden Vorstellung ge-

Digitized by Google

kommen zu sein. Die glänzende Substanz teilt mit einem anderen, weiter unten zu behandelnden Blattlausexkret die Eigentümlichkeit, gleich nach ihrer Ausscheidung zu erstarren, woraus wohl hervorgeht, daß das Saugrohr zu ihrem Transport in die Wunde nicht benutzt werden kann. Die Inanspruchnahme des zweiten Kanals bietet diese Schwierigkeit nicht; ich möchte mich daher für die erste der obigen Möglichkeiten aussprechen. Der Zusammenhang zwischen den Mandibelborsten und dem Saugrohr ist nicht so locker, daß hier Raum für die Substanz zu finden wäre. Andererseits wieder scheint mir das Zustandekommen einer Scheide im Inneren größerer Hohlräume, seien es nun Zelllumina oder Intercellularen, bei ausschließlichem Ausfluß des Exkrets an der Spitze des Bündels schwer erklärlich, während man es sich unter der anderen Annahme leicht vorstellen kann.

Die merkwürdigste Eigenschaft der Scheidensubstanz wurde schon oben erwähnt; es ist die, daß sie im Momente des Austretens aus dem Borstenbündel erhärtet. In diesem Zustande bleibt sie auch bei dem Zurückziehen des letzteren aus der Pflanze erhalten. Ja, es scheint, als ob die Tiere auf dem Rückwege den Stichkanal mit neuen Mengen jener Masse ausfüllten, so daß sein Lumen ganz verschwindet oder nur als sehr feiner Stich noch erkennbar ist. Auf solche Art sorgt das Tier selbst für Konservierung der Stiche für den Beobachter. Jene Substanz setzt uns, wie schon Prillieux bemerkte, in Stand, auch wenn es nicht gelungen ist, ein Tier in seinem Stichkanale festzuhalten, den Weg seiner Borsten aufs genaueste zu verfolgen. Beispielsweise finden sich im Periderm der schon erwähnten Picea alba horizontal liegende Scheiden vor. Ihr Vorhandensein an dieser Stelle und in dieser Lage lehrt, daß die Tiere häufig fehl stechen, wohl weil die Borsten an besonders harten peripherischen Schichten abgleiten. Eine sehr auffallende Erscheinung ist die Verzweigung der Stichkanäle, welche besonders ausgeprägt in den Siebteilen der Gefäßbündel wahrgenommen wird. Bei Picea alba sehen wir den im übrigen ziemlich geraden und einfachen Kanal im Weichbast in mehrere Arme sich spalten, bei Papaver collinum zeigt sich in Fig. 22 die vor dem Siebteil gelegene Gruppe schwach sklerotisierter Zellen von einem komplizierten Kanalsystem durchzogen. Fig. 23 stellt einen verzweigten Kanal im Siebteil eines Blattnerven von Papaver somniferum dar und demonstriert zugleich, wie der Inhalt der Milchröhren von dem Borstenbündel umgangen wird, indem es nur ihre dicken, glänzenden Membranen

Digitized by Google

durchsticht. Bemerkenswert ist, daß fast alle die abgebildeten, zum Teil recht starken Äste intercellular verlaufen, und nur ihre äußersten Enden sich bis ins Innere von Zellen verfolgen lassen. In anderen Fällen, z. B. bei Picea alba, sind die Stiche auch im Weichbast intracellular.

Die biologische Bedeutung der Scheidensubstanz ergiebt sich aus der Betrachtung der Folgen, welche ihre Aussonderung nach sich zieht. Fast überall bildet sie ein allseitig geschlossenes Rohr, welches dem Borstenbündel dicht anliegt (vgl. Fig. 18) und nur da Unterbrechungen zeigt, wo es durch Cellulose ersetzt ist, d. h. an den Stellen des Bündels, welche im Inneren von Zellwänden verlaufen. Weil der Kanal nur gerade so weit ist, wie jenes dick, so findet die Scheidensubstanz hier keinen Raum, sich auszubreiten. Das Rohr wirkt im Inneren der Pflanze ähnlich wie das Rostrum auf ihrer Außenfläche. Versucht man ein starkes Haar in hartes Paraffin einzustechen, so biegt es sich, statt daß seine Spitze vorwärtsdringt, und ebenso würden sich ohne das Rohr die Oberkieferborsten verhalten. Beim Aufstoßen ihrer Spitzen auf eine etwas härtere Zellwand würden dieselben Halt machen, während, wenn der Druck seitens des Tieres fortdauert, ihre weiter rückwärts gelegenen Teile überall, wo dazu Platz ist, also im Inneren der durchbohrten Zellen und in den Intercellularräumen, sich krümmen müßten. Derartige Krümmungen aber verhindert eben das Rohr, dessen Wände im Verhältnis zum Borstenbündel recht dick sein können (Fig. 18) und an den bezeichneten Stellen noch besondere Verstärkungen zu haben pflegen (Figg. 8, 17, 20, 26). Es sorgt dafür, daß der Druck in möglichster Stärke sich bis zu den Borstenspitzen fortpflanzt, und liefert somit eine der wesentlichsten Bedingungen für ein kräftiges Vordringen derselben. Daß ohne die Scheidensubstanz die Borsten, wo Platz dazu ist, wirklich auseinanderklaffen, zeigt jeder Schnitt, der ein Stück eines Borstenbündels aus seiner Scheide zerrt. Durch einen solchen kann man mitten in einem Gewebe das Borstenbündel dreigeteilt sehen, wie es sich sonst nur auf der Oberfläche der Pflanze findet. Weniger leicht verständlich ist es, warum beim Herausziehen der Borsten aus der Pflanze neue Mengen der Scheidensubstanz in den Stichkanal ergossen werden. Ist ihr Ausfließen eine rein mechanische Folge des Einziehens der Borsten ohne weitere Bedeutung, oder geschieht es vielleicht, um die Wunde zu verschließen und dadurch einer zwecklosen Schädigung der Nährpflanze seitens äußerer Einflüsse vorzubeugen? Der thatsächliche Erfolg ist jedenfalls der, daß der Luft, Pilz-

Digitized by Google

fäden und Bakterien der Zutritt zu den durch den Stich eröffneten Zellen erschwert wird.

5. Nahrungsaufnahme der Pflanzenläuse.

Das Vorhandensein der Scheidensubstanz erlaubt uns, einen Versuch zur näheren Bestimmung der eigentlichen Nahrungsquelle der Pflanzenläuse zu machen, worauf bis jetzt nicht eingegangen werden konnte. Bei Betrachtung eines einzelnen Stiches bleiben wir im Zweifel darüber, ob das Tier die Nährstoffe einer durchbohrten Zelle nach der anderen auf dem ganzen Wege des Borstenbündels entnommen hat, oder ob das Ende des letzteren einen bevorzugten Saugort bezeichnet. Ein Präparat, in welchem wir nur das Borstenbündel in seiner momentanen Lage beim Tode des Tieres zu Gesicht bekommen, giebt nur ein Augenblicksbild, welches unter Umständen (wie in Fig. 7) freilich auffallend genug das Aufsuchen einer bestimmten Gewebspartie durch das Borstenbündel zeigen kann. Die Scheidensubstanz aber zeigt mehr. Wir werden sehen, wie sie in der sonderbaren Verzweigung der Stichkanäle uns die ganze Geschichte der Nahrungsaufnahme eines Tieres während seines Aufenthalts an einer bestimmten Stelle der Pflanze überblicken läßt.

Aus den in der Litteratur bezüglich des Ortes des Saugens vorhandenen Angaben geht nur hervor, daß die Borsten tief ins Innere des Pflanzengewebes eindringen. Prillieux sagt in seiner Arbeit über die Wolllaus des Apfelbaumes (Bull. de la soc. bot. de France, t. 22, p. 164, 1875): „Là où les pucerons sont fixés ils enfoncent leur trompe perpendiculairement à travers l'écorce dans les tissus de la tige et y puisent leur nourriture.“ R. Stoll (Über den Krebs der Apfelbäume, Mitt. a. d. Gesamtgebiet d. Botanik, hrsg. v. A. Schenck u. Chr. Luerssen, II, 1875, p. 198) giebt an, daß die Blutlaus ihren Rüssel durch die Epidermis und das Rindenparenchym in gerader, zur Achse des Zweiges senkrechter Richtung in das Cambialgewebe einbohrt. R. Goethe endlich (Mitt. über den Krebs der Apfelbäume, Berlin u. Leipzig, 1877) bildet p. 28, Fig. 33 den Rüssel von Coccus Mali Schrk. im Gewebe eines jungen Apfelblattes steckend ab. Derselbe durchsetzt, die Zellen durchbohrend, fast das ganze Blattgewebe von einer Epidermis bis zur anderen, ohne ein Gefäßbündel zu berühren. p. 32 folgt dann Fig. 38 mit dem Rüssel von Mytilaspis conchiformis Gmelin in einem Stück Rinde. Er

Digitized by Google

reicht tief ins Parenchym hinein und endet in einer todten Zelle. Die Fälle von PRILLIEUX und STOLL wären unserem dritten Typus unterzuordnen, während die beiden GOETHE'schen Fälle unserem zweiten Typus angehören dürften. Die oben ausgesprochenen Zweifel bezüglich der eigentlichen Nahrungsquelle werden durch die citierten Angaben nicht berührt.

a) Nahrungsquelle im ersten und dritten Typus.

Für die Stiche des ersten und dritten Typus ist die in Rede stehende Frage verhältnismäßig leicht gelöst. Die p. 46 beschriebene Gestalt der Kanäle, welche etwa einem einfachen, von der Epidermis her in die Pflanze eingedrungenen Pilzfaden gleichen, der im Weichbast oder Cambium Rhizoiden treibt, bedeutet, daß die Borsten erst in irgend einer Richtung bis in die letztgenannten Gewebe einstechen und dann eine kurze Strecke weit zurückgezogen werden, um in wechselnder Richtung immer wieder in dieselben einzudringen. Die Spitze des Saugorgans besucht auf diese Weise immer neue Cambium- resp. Weichbastzellen, und wir müssen annehmen, daß dies geschieht, um bald hier, bald dort Tribut zu erheben. Ich habe bis jetzt nicht bemerkt, daß bestimmte Elemente des Weichbastes, etwa die Siebröhren, hierbei bevorzugt würden, und in der That läge dafür auch kein Grund vor. Prüfen wir die drei den Weichbast zusammensetzenden Zellformen auf den Nährwert ihres Inhaltes für die Pflanzenläuse, so finden wir sie in dieser Beziehung gleichstehend. A. FISCHER (Ber. d. math.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Ges. d. W., 1885) spricht dem Cambiform die Herbeischaffung der Materialien zur Eiweißerzeugung als Hauptleistung zu, während er die Geleitzellen als spezifische Bildungsherde der Eiweißsubstanzen ansieht, die in den Siebröhren geleitet werden sollen, eine Theorie, welche den Nachweis der genannten Stoffe in den betreffenden Zellen voraussetzt. Das Eiweiß wird als Schleim oder in gerinnbarem Safte gefunden, also in Formen, welche saugenden Insekten auch bei großer Enge des Saugrohres zugänglich sind. Daneben fehlen die zur Honigtaubildung notwendigen Kohlehydrate nicht. Das erwiesene Vorhandensein von Stärkekörnern in den Cambiformzellen und Siebröhren läßt schließen, daß entsprechende Substanzen auch in gelöster Form daselbst vorkommen.

Nicht unerwähnt bleiben darf, daß auch außerhalb der Gruppe der Nährzellen Verzweigungen der Stichkanäle vorkommen. Man

Digitized by Google

darf sie als Probestiche auffassen, welche die Tiere machen mußten, um das Nährgewebe aufzufinden, dessen Lage bei dem Einstich ihnen ja unbekannt ist, wenn sie nicht, was oft vorkommt, sich anscheinend instinktiv an die Nerven eines Blattes ansetzen. Indes wäre auch hier noch zu untersuchen, ob nicht Probestiche an anderen Blattstellen dem definitiven Festsetzen vorhergehen. Als solche Probestiche, bei deren Bezeichnung im einzelnen Falle selbstverständlich eine gewisse Willkür waltet, sind wohl die in Fig. 24 und Fig. 25 abgebildeten leeren Kanäle anzusehen. In beiden Fällen haben wir es mit Schildläusen zu thun, welche mit Vorliebe den Nerven ansitzen. Die erstcitierte Abbildung stellt den Querschnitt eines Blattes von Pteris allosora dar. Die kleine gelbe Schildlaus hat senkrecht in die Blattunterseite eingestochen; ihr Borstenbündel ist aber nur bis in die vierte Zellschicht gelangt und hat sich dann wieder zurückgezogen, einen soliden Zapfen der glänzenden Substanz hinterlassend. Von der hypodermalen Zellschicht aus ist dann ein neues Vordringen in auf der ursprünglichen vertikaler Richtung erfolgt. Dasselbe führt durch mehrere Parenchymzellen hindurch in ein Gefässbündel, welches endlich passende Nahrung liefert. Daß der erwähnte Zapfen wirklich einen Stichkanal und nicht etwa überschüssig ausgeflossenes Sekret darstellt, geht daraus hervor, daß er zum Teil im Inneren von Zellen gelegen ist, wohin er nur durch einen Stich gelangt sein kann. Fig. 25 zeigt ein ähnliches Vorkommnis im Blatte einer Raphidophora. Hier ist der definitive Stich bis in die Gefässbündelscheide gelangt und hat dort zwei Zellen angebohrt. Diese haben eine Alteration ihres Inhaltes erlitten, während die sonstigen durchstochenen Parenchymzellen eine solche ebensowenig wie bei Pteris erkennen ließen.

Eine weitere Stütze für unsere Behauptung, daß im ersten Stich-Typus der Weichbast die Nahrungsquelle der Pflanzenläuse darstellt, bilden die Fälle, in welchen das Borstenbündel außerhalb desselben ganz oder fast ganz intercellular verläuft. Hier kann die Nahrung eben nur dem Weichbast entnommen werden.

Andererseits drängen diese Fälle besonders zu der Frage, warum die Tiere nicht in der ersten besten Epidermis- oder Parenchymzelle ihr Sauggeschäft beginnen, sondern unter tausenderlei Schwierigkeiten in die Tiefe der Gewebe eindringen. Wer die neuere biologische Litteratur verfolgt und besonders Stahl's Buch über Pflanzen und Schnecken (Jena, G. Fischer, 1889) ge-

Digitized by Google

lesen hat, dem drängt sich sofort der Gedanke auf, daß dies wohl deswegen nicht geschehe, weil jene Zellen die vorzüglichsten Lagerstätten der Substanzen zu sein pflegen, welche der Pflanze als Schutzmittel gegen den Fraß vieler Tiere dienen, weil sie den letzteren unangenehm oder schädlich sind. In erster Linie sind unter jenen Stoffen die sogenannten Gerbstoffe zu nennen, weil sie die weiteste Verbreitung in der Pflanzenwelt besitzen. Es läßt sich leicht erweisen, daß sie auf Blattläuse in der That eine abstoßende Wirkung ausüben. Man braucht nur Stengelstücke von Carduus crispus oder Blattstücke von Viburnum Opulus in einer starken Gerbsäurelösung einigemale aufkochen zu lassen, damit sie gehörig davon durchtränkt werden, und dann zugleich mit in reinem Wasser gekochten Kontrollstücken mit den entsprechenden Blattläusen zusammenzubringen, etwa in einer Schachtel, und man wird nach einiger Zeit sehen, daß die Tiere sich fast ausschließlich an die in Wasser gekochten Stücke ansetzen. Folgendes war der Verlauf einiger derartiger Versuche.

Versuche.

1. Viburnum Opulus. Zwei mit Gerbstofflösung und zwei mit Wasser gekochte Blattstücke wurden übereinander geschichtet und zwischen sie eine Anzahl von Läusen gebracht. Nach einer Stunde fanden sich 10 derselben längs der Nerven der in Wasser gekochten Blatthälften ansitzend, nur 4 an den anderen. Nun wurden sämtliche Läuse auf die mit Gerbstoff gekochten Blatthälften übertragen. Nach abermaligem Verlauf einer Stunde waren dennoch wieder 8 an den Wasserstücken angelangt und nur 3 an den Gerbstoffstücken verblieben. Die übrigen hatten sich ganz von den Blättern entfernt.

2. Carduus crispus. Die Versuche mit Aphis Cardui sprechen womöglich noch deutlicher als die mit der Viburnum-Laus.

a) Zwei etwa 2 cm lange, in Gerbstoff resp. Wasser gekochte Stengelstücke wurden aneinanderstoßend unter eine Glasglocke gelegt. Nach einer Stunde saßen die 6 zugesetzten Tiere an dem Wasserstück an. Sie werden alle abgenommen und auf das Gerbstoffstück gebracht. Nach einer weiteren Stunde finden sich 3 auf dem Wasserstück, 1 auf dem Gerbstoffstück, während die übrigen umherirren. Von neuen Tieren nach $2^1/_2$ Stunde 6 am Wasserstück, 1 am Gerbstoffstück.

Digitized by Google

b) Zwei ebensolche Stengelstücke in einem geschlossenen Kästchen mit den Tieren zusammengebracht. Nach 2 Stunden 14 Tiere am Wasserstück, 3 am Gerbstoffstück. Alle werden an das Gerbstoffstück gesetzt. Eine Stunde später 10 am Wasserstück, 1 am Gerbstoffstück; nach weiteren 3 Stunden 14 am Wasserstück, 1 am Gerbstoffstück; am anderen Morgen 9 am Wasserstück, 1 am Gerbstoffstück.

Zu bemerken ist übrigens, daß solche Versuche nicht mit allen Aphiden gelingen, da viele sich an tote Substanzen überhaupt nicht festsetzen. Das war z. B. der Fall mit Aphis Solidaginis Fb., Aphis Picridis Fb., Aphis Sambuci L. und einer der auf Ahornblättern lebenden Arten.

Der Stengel von Carduus crispus und die Blattnerven von Viburnum Opulus enthalten normal eine ziemliche Menge von Gerbstoff, dessen Verteilung sich leicht feststellen läßt, indem man die genannten Pflanzenteile in eine Lösung von Kaliumbichromat bringt, welches jene Substanzen mit brauner Farbe niederschlägt. Die entstehenden braunen Massen finden sich auf Querschnitten in der Epidermis und der ersten unter ihr sich hinziehenden Zellschicht durchweg, außerdem in vielen, bei Carduus stellenweise selbst in allen Zellen des übrigen Parenchyms bis in die Nähe der Gefäßbündel; bei Viburnum ferner besonders reichlich in den dem Weichbast außen angrenzenden Elementen und dem Holzparenchym, bei Carduus nur noch in der den Kranz der Sekretschläuche zunächst umziehenden Zelllage.

Wir sehen somit, daß in der That eine chemische Ursache die Säfte der peripherischen Gewebspartieen für die Blattlaus ungenießbar macht. Schon das Vorhandensein des Gerbstoffes würde sie nötigen, ihre Nahrung mehr in der Tiefe zu suchen. Daß dies jedoch nicht der einzige Grund für diese auffallende Erscheinung ist, lehrt die Betrachtung des Einstichs in Pflanzen, welche von Gerbstoffen und sonstigen chemischen Schutzmitteln frei sind, wie solche z. B. die Gräser darstellen. Die grüne Aphis Avenae Fb., welche unter anderem auf den Blättern und Blattscheiden von Avena sativa lebt, sucht ebenfalls gerne den Weichbast der Gefäßbündel auf, obgleich hier keine ungenießbaren Stoffe sie abhalten, aus den Parenchymzellen zu schöpfen. Der Zellsaft der letzteren giebt eben bei seiner Eiweißarmut nur eine dürftige Nahrung ab. Ihr plasmatischer Inhalt aber wird von den Tieren

Digitized by Google

nicht aufgenommen, vielleicht weil er den feinen Saugkanal verstopfen müßte. Er findet sich thatsächlich in vom Borstenbündel gelegentlich durchstochenen Grundgewebszellen noch vor, und zwar oft anscheinend unversehrt, so daß noch Kern und Chlorophyllkörner ganz ebenso in ihm unterschieden werden können, wie in den vom Stiche nicht berührten Nachbarzellen. Endlich ist noch eine Erwägung mehr allgemeiner Natur hier am Platze. Es gehört zu den Lebensbedingungen der in größeren Gesellschaften lebenden Blattläuse, wie vieler anderer Parasiten, daß sie ihren Wirt schonen, um nicht sich selbst und ihren Nachkommen die Nahrungsquelle vorzeitig zu verschließen. Das Zustandekommen einer der dichtgedrängten Blattlauskolonien, wie sie z. B. die schwarze Blattlaus der Hollundertriebe (Aphis Sambuci L.) darbietet, wäre undenkbar, wenn die Tiere die äußeren Zellen ihres Substrates töteten. Letzteres aber wäre nicht zu umgehen, wenn dieselben ausreichende Nahrung liefern sollten.

Einen interessanten Spezialfall des ersten Typus bilden die Stiche von Coccus Cacti, wie ich sie im Stengelgliede einer Opuntia fand, welche ich durch freundliche Vermittelung von Professor Stahl in Jena aus Algier erhielt. Unterhalb der dickwandigen, subepidermalen Schichten liegt bei der betreffenden Pflanze ein grünes, intercellularraumreiches Rindenparenchym, an welches sich etwa 2 mm unter der Oberfläche die gefäßbündelführende Zone, deren Bündel durch ein chlorophyllarmes, ziemlich großzelliges Teilungsgewebe verbunden sind, anschließt. Die Stichkanäle verlaufen im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche, teils inter-, teils intracellulär bis in dieses Gewebe hinein, auf ihrem Wege durch die Rinde weder Verzweigungen erleidend, noch Verfärbung der angestochenen Zellen hervorrufend. An der Grenze des Teilungsgewebes erst weisen die Kanäle Zweige auf, die sich in dasselbe hinein erstrecken (s. Fig. 14). Wir gehen wohl nicht fehl mit der Behauptung, daß sie hier in den in Vermehrung begriffenen Zellen die besten Nährsubstanzen vorfinden, wenn auch Millon's Reagens in denselben keine stärkere Färbung hervorrief als in der Rinde. (Nur das die centrale Lamelle des Stengelstückes einnehmende Mark reagierte merklich schwächer, während es andererseits mit Fehling's Lösung einen stärkeren Niederschlag ergab als die peripherischen Gewebspartieen). Die Behandlung mit wässriger Jodlösung wies in den in frischem Zustande ganz durchsichtigen Zellen auf einen ziemlich starken Proteïngehalt hin. Von besonderem Werte wäre es gewesen, in den angesaugten Zellen

Digitized by Google

die Substanz oder die Substanzen zu entdecken, aus welchen das Insekt seinen roten Farbstoff erzeugt, und in der That konnte ich eine Beobachtung machen, welche vielleicht geeignet ist, auf den richtigen Weg hierzu hinzuleiten. Ließ ich einen Querschnitt durch den Opuntienstengel einige Tage unter der feuchten Glocke in einem Wassertropfen liegen, so färbten sich die Kerne eines großen Teiles seiner Zellen rosarot, während ihr Kernkörperchen eine tiefrote Farbe annahm. Die Chlorophyllkörner konnten dabei noch anscheinend unversehrt erhalten sein. Die Zellen machten ganz den Eindruck, als ob sie zum Zwecke der Kernfärbung mit einer Karminlösung behandelt worden wären, und man darf annehmen, daß der rote Farbstoff durch irgend welche mit dem Absterben der Zellen verbundene Vorgänge, am wahrscheinlichsten wohl durch Oxydation, aus einer farblosen, vorher im Zellsafte gelösten Substanz sich gebildet habe und gleich bei der Entstehung in den Zellkernen aufgespeichert worden sei. Sollte der Farbstoff mit dem Karmin sich identisch erweisen, so dürfte letzteres sich auch direkt aus der Pflanze darstellen lassen, wie ja auch andere vegetabilische Farben aus farblosen Pflanzenstoffen gewonnen werden. Freilich wird es im vorliegenden Falle wohl immer am vorteilhaftesten bleiben, die Erzeugung des Farbstoffes durch den Coccus besorgen zu lassen, welcher ihn in seinem Körper konzentriert und die Pflanze nach dem mir vorliegenden Material nicht merklich schädigt.

b) Ursache des intercellularen Stichverlaufs.

Von der oben behandelten Frage nach der Ursache des Stiches in die Tiefe ist zu trennen die nach den Ursachen des intercellularen Stichverlaufes, welchen man in vielen dem ersten Typus angehörigen Fällen in größerer oder geringerer Ausdehnung beobachtet. Außer dem oben näher beschriebenen Vorkommen im Blütenstengel von Papaver collinum fand ich ihn besonders gut ausgeprägt in einem Blatte von Gymnadenia conopea. Hier verliefen oft die gesamten Kanäle innerhalb der Zellwände, nur in den Intercellularräumen aus ihnen heraustretend und hier von runden Knötchen der Scheidensubstanz umhüllt (Fig. 26). Sowohl bei Papaver als bei Gymnadenia lassen sich die Zellen leicht voneinander trennen. Die Mittellamellen des sklerotischen Ringes bei Papaver speziell bestehen aus einem vollkommen lockeren und weichen Materiale, welches einem Durch-

Digitized by Google

gleiten des Borstenbündels kaum ein Hindernis entgegensetzt. Jeder absichtlich oder unabsichtlich einer Zerrung unterworfene Schnitt lehrt, mit welcher Leichtigkeit die Zellen in der Mittellamelle sich voneinander loslösen. Diese Befunde zeigen, daß der auf den ersten Blick so auffällige intercellulare Verlauf der Borstenbündel einfach dadurch bedingt ist, daß dieser Weg ihnen den geringsten Widerstand bietet. Daß dabei gerbstoffreiche oder sonst den Blattläusen vermutlich unangenehme Zellinhalte umgangen werden, ist ein Vorteil für das Tier, welchen es nebenbei erreicht. Sein Verhältnis zu diesen Zellinhalten ist wohl bestimmend für das Ziel der Stiche, nicht aber für die Richtung des Weges, auf welchem die Borsten zu diesem Ziele gelangen.

Einen indirekten Beweis hierfür bieten die Fälle, in welchen die Stiche nicht intercellular verlaufen, sondern die Zellen in beliebiger Richtung durchbohren. Bei sonst intercellularem Verlauf sticht das Borstenbündel von Aphis Cardui in die Sekretbehälter von Carduus crispus ein, weil deren Wände wegen ihrer geringen Dicke keine Spaltung zulassen, während sie im übrigen sehr leicht zerreißbar sind, wie mißratene Schnitte in recht unliebsamer Weise oft genug darthun. In den Blättern von Avena sativa und den verschiedensten anderen Pflanzen findet man ebenso bei dickeren Zellwänden intercellulare Borsten durch zartes, in den Wänden fest zusammenhängendes Parenchym intracellular ihren Weg zum Weichbaste suchen.

Der durchweg intracellulare Borstenverlauf in den unserem dritten Typus angehörigen Beispielen findet seine Erklärung in der außerordentlichen Stärke der Borsten der betreffenden Tiere, die bei Lachnus direkt festgestellt wurde und bei Trama aus der grossen Weite der Stichkanäle leicht zu entnehmen ist. Solche kräftigen Stechapparate brauchen nicht unter Biegungen sich die Stellen geringeren Widerstandes auszusuchen, sondern sie können einfach geradeaus ihrem Ziele entgegengehen. In den Wurzelrinden kommt hierzu die Dünne der Zellwände, welche wie bei den Sekretbehältern von Carduus crispus die Durchbohrung mindestens ebenso leicht erscheinen läßt wie eine Spaltung.

Bei Besprechung des Einstichs der Borsten in Stengel von Carduus crispus und Blätter von Viburnum Opulus wurde gesagt, daß derselbe in der Regel intercellular, d. h. auf der Grenze zwischen zwei Epidermiszellen erfolge. Dies auch in anderen Fällen zu beobachtende Verhalten erklärt sich daraus, daß diese Stellen die bequemsten Ansatzpunkte für die Borstenscheide, den

Digitized by Google

sogenannten Schnabel der Blattläuse, bieten, welche von den konvex oder gar, wie bei Viburnum, pyramidal nach außen gewölbten Wandpartien über den Zellumina einfach in die zwischenliegenden Vertiefungen abgleitet. Auch bei Avena sativa, wo unter 35 Stichen keiner war, der nicht auf der Grenze zweier Zellen begonnen hätte, sind die Außenwände der letzteren stark konvex. Man könnte hier daran denken, daß über den Zellgrenzen die Verkieselung der Wände schwächer sei. Davon ist aber nichts zu sehen. Das Kieselskelett der Epidermisaußenwände stellt ein zusammenhängendes Häutchen dar, welches gleichmäßig über Zellen und Zellgrenzen verläuft.

An einem Blatte von Tulipa viridiflora, deren Epidermiszellen nur sehr schwach gewölbt sind, trafen unter 23 Stichen 12 die Zellgrenzen, 11 die Zellflächen. Am Blatte von Gymnadenia conopea machte sich wieder eine Bevorzugung der ersteren geltend, obwohl hier fast gar keine Wölbung vorhanden ist. Von 32 Stichen trafen 21 die Zellgrenzen. Zum Teil erklärt sich dies daraus, daß die Cuticula der Blattunterseite, welche von den Tieren befallen war, mit zweierlei Falten versehen ist: schärferen, welche in der Längsrichtung der Blätter parallel nebeneinander ununterbrochen über die Zellen hinlaufen, und flacheren, die, auf den ersteren senkrecht stehend, die Längsscheidewände je zweier Nachbarzellen überbrücken (Fig. 26). Stellenweise gehen beide mehr allmählich ineinander über. Sicherlich gewähren die flachen, breiten Falten der Scheide einen um ein Geringes bequemeren Ansatzpunkt als die schärferen, doch erscheint der dadurch bedingte Unterschied im Einstich unbedeutend, wenn man in Rechnung bringt, daß von den 21 Grenzzellstichen noch 4 auf Quergrenzen kamen, über welche die schärferen Falten sich erstrecken.

Bemerkenswert ist noch, daß der Einstich in eine Epidermiszelle nicht von einer Durchbohrung des Plasmaschlauchs begleitet zu sein braucht. Bei den genannten Monocotylen habe ich mehrmals den Stich zwischen Zellwand und Protoplasma von einer Seite der Zelle zur anderen gehen gesehen: der beste Beweis dafür, daß die betreffende Blattlaus keinen Geschmack an dem Zellinhalte fand, und ein höchst auffallendes Zeichen des feinen Gefühls, mit welchem sie ihr Borstenbündel zu dirigieren vermag.

Digitized by Google

c) Nahrungsquelle in den Stichen des zweiten Typus.

Untersuchen wir nun, wie sich die Frage nach dem Orte der Nahrungsentnahme für die Stiche unseres zweiten Typus entscheidet. Schon die Betrachtung des allgemeinen Verlaufs der Kanäle thut, wie wir bereits sahen, dar, daß dieselben in keiner Beziehung zum Gefäßbündel stehen. Damit im Einklange befinden sich die Beobachtungen, welche man über die Verzweigung der Stichkanäle und das Verhalten des Inhaltes der durchstochenen Zellen macht. In den Cattleya-Zellen (Fig. 27) war von Scheidensubstanz gewöhnlich nur so viel zu finden, als zur Bildung eines Rohres um das Borstenbündel hinreichte. Der Stichkanal zeigte einige zerstreute und namentlich nicht, wie in den Stichen des ersten und dritten Typus an besonderen Stellen gehäufte Verzweigungen. Es ist dies auch nicht anders zu erwarten, denn das Borstenbündel befindet sich in jeder Parenchymzelle an der Nahrungsquelle. Hier findet der früher erwähnte zweite Ernährungsmodus statt. Das Saugrohr erschöpft Zelle auf Zelle und dringt dabei von einer Parenchymzelle zur anderen vor. Die außerordentliche Länge der Borsten erklärt sich in diesem Falle nicht daraus, daß sie tief im Gewebe den Weichbast aufzusuchen hätten; sie ist aber notwendig, um eine genügend große Anzahl von anzusaugenden Zellen in den Bereich des Tieres zu bringen, welches bekanntlich schon bald nach seiner Geburt sich nicht mehr von der Stelle bewegt. Dieselben Beobachtungen macht man an den Stichen in Opuntia chimochyla.

d) Vorgänge im Inneren der angesaugten Zellen.

Die beiden letztgenannten Pflanzen sind wegen der Größe ihrer Zellen geeignet, einen Einblick in die Veränderungen zu gewähren, welche der Stich in den angesaugten Zellen hervorruft. Dieselben zeigen meist verschiedene Stadien eines krankhaften Zustandes bis zum gänzlichen Absterben; doch kommen auch anscheinend ganz unversehrte Zellinhalte in der Stichlinie, namentlich bei dünnen Borstenbündeln kleinerer Schildläuse, vor. Die Krankheit äußert sich bei Opuntia chimochyla im Gelbwerden der Chlorophyllkörner, wobei die Fähigkeit der Zellen, plasmolysiert zu werden, noch erhalten bleiben kann, bei Cattleya crispa (Fig. 27) in einem Aufquellen und Braunwerden derselben Organe, womit gleichzeitig der Zellkern in eine homogene

Digitized by Google

Masse mit unregelmäßigem Umriß verwandelt wird. Auch bei den früher erwähnten Citrus-Blättern erschienen die durchstochenen Zellen vergilbt. Die gedachten Veränderungen sind nicht eine direkte Folge der mechanischen Einwirkung des Stiches, denn eine solche führt, wie jede zerrissene Zelle zeigt, keine Verfärbung der Chlorophyllkörner herbei. Sie müssen zu der Nahrungsentnahme seitens der Schildläuse in Beziehung stehen. Über die letztere läßt sich sagen, daß sie zunächst auf Kosten des Zellsaftes vor sich geht, denn der Plasmakörper mit seinen Organen ist auch in den Zellen, welche die saugende Spitze des Borstenbündels bereits weit hinter sich gelassen hat, noch erhalten. Daß gleichzeitig mit dem Saugen der Ausfluß eines Giftes in die Wunde stattfinde, ist für Typus II wahrscheinlich; es könnte als eine Art von Speichel secerniert werden, welcher sich an der Mündung des Saugrohres mit der Nahrung mischen würde. Der natürliche Weg zur Ergießung eines derartigen Sekrets, die zweite Rinne der Saugborsten, welche in unserer Figur durch die kleinere helle Stelle dargestellt wird, wurde freilich oben bereits für die glänzende Scheidensubstanz in Anspruch genommen, doch könnte diese selbst ja enzymotische Eigenschaften besitzen. Von anderen Schnabelkerfen ist bekannt, daß sie durch den unteren Kanal des Saugrohres eine Flüssigkeit herausspritzen können (vergl. Leon, Beitr. zur Kenntnis der Mundteile der Hemipteren, Jena 1887, und die daselbst citierte Litteratur), welche nach Plateau Stärke zu lösen vermag (Plateau, Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes, Bruxelles 1874). Ein derartiger Stoff müßte auch den Pflanzenläusen von größtem Vorteile sein. Die Lösung der Stärke in einer Zelle unter fortwährender langsamer Absaugung des entstehenden Zuckers würde einen osmotischen Zustrom entsprechender Substanzen nach der angestochenen Zelle hin veranlassen, welcher den Tieren immer neue Nahrung zuführte. Geschieht der Einstich in junge, noch wachstumsfähige Zellen, so kann durch denselben Prozeß die Entstehung hypertrophischer Neubildungen angeregt werden. Die angesaugte Zelle spielt in diesem Falle die Rolle eines Vegetationspunktes insofern, als auch an einem solchen dauernder Substanzzufluß durch fortwährenden Verbrauch hervorgerufen wird.

Eine ausführliche Erörterung dieser Verhältnisse kann erst bei einer bereits in Angriff genommenen Bearbeitung der Blattlausgallen ihre Stelle finden. Hier bemerke ich nur noch zur Ergänzung des Vorhergehenden, daß auch bei den Stichen des ersten

Digitized by Google

und dritten Typus bezüglich der Inhaltsverhältnisse der angesaugten Zellen gelegentlich festgestellt werden konnte, daß ihr plasmatischer Inhalt erhalten bleibt. Wir dürfen daraus schließen, daß auch hier wie im zweiten Typus der Zellsaft die Nahrung der Läuse bildet. Der Inhalt der auf dem Wege zum Weichbast durchstochenen Zellen bleibt, wie bereits erwähnt, oft unverändert. Wenn sie absterben, so ist das eine Folge der im Verhältnisse zu ihrer Größe sehr bedeutenden Verletzung durch das Borstenbündel oder des Druckes der ausfließenden Scheidensubstanz, welche manchmal die Zellen fast ganz ausfüllt.

In der Litteratur finden die Inhaltsverhältnisse der angestochenen Zellen nur geringe Berücksichtigung. R. GOETHE giebt an, daß rings um den Stich von Coccus conchaeformis im Herbst sich die Zellen in ziemlicher Ausdehnung bräunen. „Eine Korkschicht", heißt es dann l. c. weiter, „lokalisiert jedoch den Schaden, so daß man beim Abschneiden der Periderme nur braune Stiche wahrnimmt, welche teils die Richtung der Markstrahlen haben, teils in der Rinde auf- und abwärts verlaufend sich manchmal in sehr großer Menge nebeneinander befinden." GOETHE schließt aus diesen Erscheinungen, daß vielleicht von den Tieren eine schädliche Flüssigkeit in die Wunde ergossen wird, und giebt derselben Meinung auch in seinem Aufsatze über die Blutlaus, Schizoneura lanigera HAUSM., Ausdruck. Hier machen es ihm die Wucherungen, welche infolge des Stiches in der verletzten Rinde auftreten, wahrscheinlich, daß das Tier irgend welche, einen Reiz ausübende Substanz in die Wunde einfließen läßt, um ein stärkeres Herbeiströmen von Nährstoffen und damit eine reichlichere Ernährung zu erzielen. Wir haben oben gesehen, wie man sich diesen Vorgang etwa vorstellen kann.

e) Anhang. Bildung des Gummilacks.

Die im Vorhergehenden mitgeteilten Beobachtungen über die Blattlausstiche legen die Frage nach der Natur der „Ausschwitzungen" nahe, welche nach vielen Angaben der botanischen und droguistischen Litteratur infolge des Stiches einer Pflanzenlaus von seiten der Pflanze gebildet werden. Wo die Stichkanäle, wie in allen bisher betrachteten Fällen, mit dem von uns beschriebenen Sekrete ausgefüllt werden, ist ein Auftreten derartiger Ausschwitzungen ausgeschlossen. Die betreffenden Erscheinungen müßten besondere, von dem allgemeinen Schema abweichende Vorkommnisse

Digitized by Google

darstellen. So nur wäre z. B. die Bildung des Gummilacks verständlich, welche in der Litteratur vielfach besprochen worden ist.

Nachdem WIEGAND 1863 (PRINGSHEIM's Jahrbücher III, p. 168) eine höchst eigentümliche Theorie über seine Entstehung aufgestellt hatte, sah sich WIESNER 1873 (Rohstoffe des Pflanzenreichs, p. 117) zu dem Eingeständnis genötigt, daß die Bildungsgeschichte des Gummilacks noch unaufgeklärt sei, und HUSEMANN begnügt sich mit anderen in seinen Pflanzenstoffen (II. Aufl., 1884, Bd. 2, p. 904) mit der Angabe, daß derselbe nach dem Stiche der Lackschildlaus, Coccus Lacca KERR., aus den Zweigen des auf den Molukken einheimischen Croton lacciferum L. s. Aleurites laccifera WILLD., auch wohl aus den Zweigen einiger ostindischer Ficus-, Acazia- und Zizyphus-Arten ausschwitze. Mir standen zur Untersuchung einige von Prof. STAHL aus Java mitgebrachte Zweige einer Canavalia mit Lackbildung und ein als „Stocklack" bezeichnetes fingerdickes Aststück mit dickem Lackbelag aus der Großherzoglichen pharmakologischen Sammlung in Jena zu Gebot. Beide Vorkommnisse glichen sich darin, daß der Lack in Gestalt dünnwandiger, hohler, etwa $^1/_2$ cm hoher Blasen vorhanden war, welche an den STAHL'schen Zweigen vereinzelt oder in kleineren Gruppen, an dem Jenaer Stück in einer zusammenhängenden Masse dicht aneinandergepreßt auftraten. Von Tieren waren nur in einigen der Lackzellen verschrumpfte Reste zu finden, aus welchen Kalilauge einen prachtvollen dunkelvioletten Farbstoff auszog. Einige Querschnitte ließen intracellulare Stiche mit reichlicher Scheidensubstanz erkennen, die vollständig den bisher beschriebenen sich anreihen. Damit war die Ausschwitzungstheorie schon höchst unwahrscheinlich geworden; für die javanischen Zweige konnte ich sie vollständig widerlegen durch die Auffindung der verschiedensten Stadien der Lackbildung, aus welchen hervorging, daß der Lack als eine Absonderung des Coccus selbst zu betrachten ist, welche in eine Linie mit den Schildbildungen anderer Cocciden gestellt werden muß. Ich stehe nicht an, diese Ansicht auch auf den Jenaer Stocklack zu übertragen, und bin überzeugt, daß sie sich auch für andere Sorten bewahrheiten wird. In Zukunft muß demnach der Gummilack aus den botanischen Lehrbüchern verschwinden und unter den tierischen Produkten abgehandelt werden.

Digitized by Google

Kapitel V.

Die Bedeutung des Honigtaus für die Pflanzen.

1. Einleitende Bemerkungen über die Bedeutung der Pflanzenläuse überhaupt für die Pflanzen.

Bei einer Betrachtung des Verhältnisses, in welchem die Blattläuse zu der Pflanzenwelt stehen, ist zu unterscheiden zwischen der Wirkung, welche sie direkt durch ihr Stechen und Saugen auf die Pflanzen ausüben, und der Bedeutung, die der Honigtau etwa für dieselben gewinnt.

In bezug auf den ersten Punkt zählt FRANK in seinem Handbuch der Pflanzenkrankheiten dreierlei Arten von krankhaften Erscheinungen auf, welche durch die Blattläuse hervorgerufen werden können. Wir wollen versuchen, sie mit den im vorigen Kapitel mitgeteilten Erfahrungen in Beziehung zu setzen.

Als erste jener Erscheinungen nennt FRANK ein Gelbwerden oder Gelbfleckigwerden von Blättern, welches durch die ganze Dicke des Blattes hindurchgreift und von den am stärksten mit Läusen besetzten Punkten ausgeht. Es beruht nach ihm auf einer Desorganisation der Chlorophyllkörner und endigt nach einiger Zeit mit einem Braunwerden und Vertrocknen der Blattstellen oder des ganzen Blattes. Ein Beispiel für diesen Vorgang bietet unter den besprochenen Fällen Cattleya crispa. Die Flecken entstehen hier dadurch, dass die durchstochenen Zellen absterben. Von ihnen aus kann dann durch den austretenden Saft die Schädigung wohl auch auf nicht direkt getroffene Zellen übertragen werden. Unter Umständen, z. B. in feuchten, warmen Gewächshäusern, können auch Pilze eingreifen und fortschreitende Zerstörungsprozesse veranlassen.

An zweiter Stelle wird bei FRANK das Verkümmern erwähnt, welches eintritt, wenn sehr jugendliche Teile stark mit Blattläusen besetzt sind. Ein solches hatte ich bei einem Exemplar von Sinapis alba zu beobachten Gelegenheit, in dessen Blütenstand die Achsenteile vollständig mit der „blau-weiß-grau" bestäubten Aphis Brassicae L. bedeckt waren. Wie ich erwartete, riefen die Stiche dieser koloniebildenden Tiere keine lokalen Absterbeerscheinungen hervor; aber der ganze befallene Pflanzenteil war verkrümmt und die Blüten und Früchte zum Teil nicht ordentlich

Digitized by Google

ausgebildet. Die Stichkanäle verliefen grossenteils intercellular und endigten in der Stärkescheide und dem Weichbast. Man kann sich leicht vorstellen, wie die Entnahme der hier vorhandenen, z. T. in Wanderung nach den Verbrauchsstellen begriffenen lebenswichtigen Stoffe die ganze Entwickelung des befallenen Pflanzenteils beeinträchtigen muß. Bei der Erklärung der Verkrümmungen speziell, wie der in anderen Fällen als Blattlauswirkung auftretenden Faltungen und Kräuselungen von Blättern, sind die Folgen der Wasserentziehung aus wachsenden Zellen seitens der Tiere in Betracht zu ziehen, für deren Umfang die aus den Tabellen des Kapitels II ersichtliche Menge der flüssigen Exkremente einen Maßstab abgiebt. Einseitiger Wasserverlust eines wachsenden Organs veranlaßt Abnahme der Turgescenz der Zellen der betreffenden Seite und verschafft auf diese Weise den wachsenden Zellen der Gegenseite einen Vorsprung, der sich in einer nach der Stichstelle hin konkaven Krümmung des ganzen Pflanzenteils ausspricht. Ob sich alle mit den Krümmungen vergesellschafteten Veränderungen in letzter Linie hierauf zurückführen lassen, bleibe einstweilen dahingestellt. Auch diese Frage kann nur bei einer hier nicht beabsichtigten eingehenden Besprechung der dritten Frank'schen Reihe von Blattlauswirkungen, der Blattlausgallen, ihre Erledigung finden.

Im großen und ganzen sind die Veränderungen, welche die direkte Einwirkung der Blattläuse in dem Vegetationsbilde unserer Gegenden bedingt, sehr unscheinbar. „Erheblichen Schaden", sagt Schrank (Fauna boica II) nach einem Citat von Kaltenbach, „bringen die Blattläuse den Pflanzen, auf welchen sie wohnen, wohl nicht. Sie sitzen oft dicht an den Fruchtstielen des Hollunders, Hartriegels und Schneeballenstrauchs, ohne daß eine einzige Beere fehlte. Rollen sie gleich die Blätter oder krausen sie dieselben mannigfaltig, so sind diese Blätter allemal, in Rücksicht auf die ganze Pflanze, in geringer Anzahl, die man dem Gewächse ganz wegnehmen könnte, ohne seine Lebensverrichtungen im geringsten zu stören." Der Autor bezieht diese Äußerungen nur auf das Vorkommen der Blattläuse in der freien Natur, und in dieser Einschränkung liegt in ihnen ohne Zweifel etwas Wahres. Es muß auffallen, daß Parasiten, welche mit einer so ungeheueren Vermehrungsfähigkeit begabt sind und an kultivierten Pflanzen so verheerend auftreten können, im Freien in der Regel kaum merklichen Schaden anrichten. Die Erklärung dafür liegt erstens

Digitized by Google

darin, daß die zahlreichen Feinde der Pflanzenläuse, sowie ihre Abhängigkeit von den Witterungsverhältnissen dafür sorgen, daß sie im Freien nicht überhand nehmen.

In Pflanzenkulturen ist die Wirkung dieser günstigen Umstände häufig mehr oder weniger aufgehoben. Blattlausvernichtende Winde und Regengüsse sind in Gewächshäusern und Zimmern ausgeschlossen; auch die Feinde der Blattläuse finden sich hier nicht oder wenigstens viel spärlicher als im Freien, und das dürfte der Hauptgrund für ihr Überhandnehmen sein. Ferner aber wird ihr Angriff durch dichten, nicht gehörig beleuchteten Stand unterstützt, indem dadurch die Pflanzen verhindert werden, ihre Zellwände in der gehörigen Stärke zu entwickeln. Wie weit auch andere Krankheitserscheinungen die Angriffe der Pflanzenläuse begünstigen, vermag ich nicht zu beurteilen. Die Erfahrung der Praktiker, wonach reichliche Düngung einen Schutz gegen jene bildet, würde dafür sprechen, daß es in nicht geringem Grade geschieht. Indessen ist man auf diesem Gebiete leicht einer Verwechselung von Ursache und Wirkung ausgesetzt. Die Parasiten kommen oft erst zur Beobachtung, wenn sie selbst anfangs gesunde Pflanzen zum Kränkeln gebracht haben. Eine große Anzahl nebeneinander stehender Exemplare den Blattläusen zugänglicher Pflanzen, wie in Hopfen- und Erbsenanlagen, wird außerdem ihre Vermehrung ins Große wachsen lassen können, auch wenn sonst die begünstigenden Umstände auf ein Minimum reduziert sind, weil hier die Vermehrung der Blattlausfeinde mit der ihrer Opfer nicht gleichen Schritt hält.

Ein zweiter Umstand, welcher dazu beiträgt, in der Natur die Blattlausschädigungen unauffällig zu machen, ist der, daß so viele Blattläuse Spezialisten, d. h. auf eine oder mehrere ganz bestimmte Pflanzen angewiesen sind, deren Auswahl in unserer Flora vielleicht mehr davon abhängt, ob ihr Weichbast für Saugborsten von gegebener Stärke und Länge zugänglich ist, als von der Beschaffenheit der Pflanzensäfte, welche da, wo die Tiere wesentlich im Gefäßbündel ihre Nahrung suchen, weniger in Betracht kommt. Beispielsweise mag das spärliche Vorkommen von Pflanzenläusen auf Farnkräutern eher auf das Vorhandensein der schwer durchdringbaren Gefäßbündelscheiden zurückzuführen sein als auf den Gerbstoffgehalt der Parenchymzellen. Die oben erwähnte Schildlaus auf Pteris allosora ließ sich wenigstens durch letzteren nicht abhalten, die hier nicht sklerenchymatisch umscheideten Gefäßbündel intracellular aufzusuchen. Nun zeigen

Digitized by Google

die mit der Reblaus gemachten Erfahrungen, daß Pflanzenläuse die Existenz gewisser Pflanzen unter bestimmten äußeren Bedingungen unmöglich machen können, häufiger aber regelt sich das Verhältnis zwischen Spezialis und Wirt so, daß dieser nicht zu sehr geschädigt wird. So unterliegen viele Pflanzen nur verhältnismäßig kurze Zeit den Angriffen ihrer Läuse, weil in ihrer fortschreitenden Entwickelung durch Verstärkung der Zellwände und Korkbildung jenen der Nährboden entzogen wird.

2. Schaden des Honigtaus für die Pflanzen.

Enger mit unserer Aufgabe verknüpft als diese flüchtigen, mehr gelegentlichen Bemerkungen ist die Frage nach der Bedeutung des Honigtaus für die Pflanzen.

a) Direkter Einfluß des Honigtaus.

Ein direkt schädigender Einfluß desselben könnte dadurch gegeben sein, daß er den Zellen durch osmotische Saugung Wasser und damit auch andere wichtige Substanzen entzöge. Wie wir gesehen haben, findet diese Art der Einwirkung aber nicht statt, da jene Saugung durch die Cuticula hindurch nicht vor sich geht. Auch eine Schädigung durch etwaiges Eindringen des Honigtaus ins Innere der Zellen läßt sich nicht nachweisen. Die Angabe von Th. Hartig, nach welcher das Auftreten des Honigtaus auf Rosen von Verfärbung des Chlorophylls und Einsinken der Zellen begleitet sein sollte, habe ich nirgends bestätigt gefunden. Auf den Blättern der Rosen wie vieler anderer Pflanzen treten häufig kleine gelbe, gegen die Umgebung etwas eingesunkene Fleckchen von kaum 1 bis mehrere Millimeter Durchmesser auf. Dieselben stehen aber zu dem Honigtau in gar keiner Beziehung. Man findet sie ebenso häufig auf honigtaubenetzten wie auf freien Blättern, und bei Versuchen im feuchten Raum, in welchen auf horizontal gelegte Blätter kleine Honigtautröpfchen gebracht wurden, die dann tagelang liegen blieben, gelang es mir nicht, eine ähnliche Erscheinung hervorzurufen. Die betreffenden Flecke verdanken denn auch ihre Entstehung dem Fraße irgend eines Tieres, wie daraus hervorgeht, daß man bei der mikroskopischen Untersuchung in ihrem Umkreise die Zellen zerstört mit durchlöcherten Wänden vorfindet. Ähnliche Flecke sind auf Baumblättern eine häufige Erscheinung. Auch hier haben sie mit dem

Digitized by Google

Honigtau nichts zu thun; vielmehr werden sie durch Tetranychus telarius, die Milbenspinne, verursacht.

Frank (Pflanzenkrankheiten p. 347) giebt an, daß man den Honigtau schon als Vorläufer der Sommerdürre des Laubes bemerkt habe, ohne übrigens diese beiden Dinge ausdrücklich in kausale Beziehung zu setzen. Ich habe eine dem genannten Vorkommen wenigstens äußerlich ähnliche Erscheinung im Juni 1890 bei einem von Blattläusen stark befallenen kräftigen Exemplar von Sorbus torminalis gesehen, dessen Blätter in großer Ausdehnung vollständig vergilbt waren. Wenn die Vergilbung hier, wie wahrscheinlich, mit den Blattläusen zusammenhing, so hatte sie doch mit dem Honigtau direkt jedenfalls nichts zu thun. Sommerdürre war sie nicht, denn der Baum steht auf feuchtem Untergrund, und auch das Wetter war in der Zeit der Beobachtung nicht außergewöhnlich trocken. Bei der Kürze der Angabe Frank's wage ich übrigens nicht, darüber zu entscheiden, ob derselben ähnliche Vorkommnisse zu Grunde liegen.

Auch das frühzeitige Welken von Alleebäumen ist nicht eine Folge des häufig dabei gefundenen Honigtaus. Sehr stark mit Honigtau und später mit Rußtau bedeckte Bäume habe ich sogar länger grün bleiben gesehen als ihre Nachbarn. Wenn Honigtaubäume frühe welken, so beruht das auf einer Koïncidenz voneinander ganz unabhängiger Erscheinungen, welche beide durch dieselbe Bedingung, nämlich anhaltende Trockenheit, hervorgerufen werden.

b) Rußtau.

Wirklich schädlich und sogar verderblich kann der Honigtau werden, indem er epiphytischen und parasitischen Pilzen Gelegenheit zur Ansiedelung auf den von ihm beschmutzten Pflanzen bietet. Die harmlosesten unter ihnen sind die Rußtaupilze, welche mit ihren mannigfaltigen Gonidienbildungen gegen den Herbst hin die Blätter vieler unserer Bäume mit schwarzen Krusten überziehen und auch in Gewächshäusern nur zu oft als ungebetene Gäste erscheinen. Die schwarzen Überzüge bestehen größtenteils aus locker aneinander gereihten oder zusammengehäuften schwarzgrünen Zellen oder Zellgruppen mit darunter gemischten farblosen, hefeartigen Sproßzellen und verhältnismäßig wenigen, ebenfalls ganz dunkel gefärbten und farblosen Fäden.

Nachdem schon Meyen (Pflanzenpathologie, p. 187) die An-

Digitized by Google

sicht ausgesprochen, daß die Rußtaupilze keine eigentlichen Schmarotzer seien, sondern sich von dem Honigtau ernährten, ist später diese Meinung besonders von ZOPF verteidigt und näher begründet worden. In seiner Arbeit über die Gonidienfrüchte von Fumago (Halle 1878) zeigte ZOPF, daß diese Pilze in der That mit ihrer Ernährung nicht auf lebende Pflanzenteile angewiesen sind, sondern auch in Fruchtsäften sich entwickeln können. Dieser Umstand allein würde freilich noch nicht ausreichen, um ihnen den parasitischen Charakter abzusprechen, denn man kann auch sicher parasitische Pilze, wie z. B. die insektentötenden Isarien, in Nährlösungen erziehen; es kommt aber noch hinzu, daß man noch nirgends die Rußtaupilze in die von ihnen bewohnten Pflanzenteile hat eindringen sehen. Sie halten sich nur auf ihrer Oberfläche auf und müßten also schon ganz besondere Mittel anwenden, wenn sie trotzdem von den Pflanzenstoffen leben wollten. Immerhin steht bisher, wie FRANK (l. c. p. 573) hervorhebt, der strenge Beweis des Gegenteils noch aus. Ein solcher ist um so weniger überflüssig, als FRANK selbst auf Grund seiner Beobachtungen über die allgemeine Verbreitung des Rußtaues und seine Stabilität auf der Tanne z. B., mit welcher er, alljährlich auf die jungen Zweige übergreifend, fortwachsen kann, der Ansicht derer zuneigt, welche ihn als Parasiten ansprechen. Auch nach KÜHN (l. c. p. 140) zeigt eine genauere Betrachtung der Rußtaupilze, daß sie auch da vorkommen, wo die Entstehung von Honigtau ihnen nicht voranging, und daß andererseits auf sehr vielen Pflanzen Honigtau zu bemerken ist, ohne daß eine Bildung von Rußtau eintritt.

Meine eigenen Erfahrungen über den Gegenstand sind folgende: Die Verteilung des Rußtaus auf Blättern der Eichen, Linden und Ahornbäume zeigt aufs deutlichste, daß er in Flüssigkeitstropfen gewachsen ist und sich um keines Haares Breite über die Tropfen hinaus erstreckt hat. Die Umrisse der Rasen sind genau die auf die Blätter gefallener Tropfen. Sie sitzen in allen zufälligen Vertiefungen, in welchen der Honigtau oder seine Lösung in Regenwasser sich ansammeln mußte, sie folgen den Nerven, in deren eingesenkten Bahnen die Nässe sich länger zu halten pflegt als auf der übrigen Blattfläche, sie fehlen endlich gänzlich auf Blattpartien, welche wegen einer Bedeckung durch darüber liegende Blätter oder durch Einrollung frei von Honigtau geblieben sind. Dasselbe lehrt die Musterung der unter einem Honigtau spendenden Baume befindlichen Vegetation. Die verschiedensten Pflanzen sind hier mit Rußtau bedeckt, wenn sie nur nicht zu sehr dem Abge-

Digitized by Google

waschenwerden durch Tau oder Regen ausgesetzt waren. Auch auf Bänken mit Ölanstrich kann Rußtau unter Honigtaubäumen auftreten, und ich erhielt eine grauschwarze Pilzvegetation auch auf einem Papierstück, welches ich zum Auffangen des Honigtaus in einem Haselstrauch angebracht hatte.

In keinem Falle fand ich Rußtau ohne Blattläuse oder wenigstens die zurückgelassenen Häute derselben oder die auffallenden, durch die Schlupfwespen hervorgebrachten Blattlausmumien. Die Beobachtung KÜHN's, daß der Honigtau nicht immer von Rußtau gefolgt sei, kann ich bestätigen. Prunus Padus leidet bekanntlich sehr unter Aphis Padi, welche reichlich Flüssigkeit absondert, und doch fand ich im Herbst gerade diese Bäume frei von Rußtau. Wenn aller Honigtau gleich zusammengesetzt wäre, würde dieses Vorkommnis allerdings gegen die Annahme, daß derselbe eine ausreichende Nahrung für die allverbreiteten Rußtaupilze sei, verwertet werden können. Man könnte sagen, es erkläre sich daraus, daß die Prunus-Blätter selbst das Wachstum der Pilze nicht zu unterhalten vermöchten. Die wahre Sachlage ist aber die, daß der „Honigtau" von Aphis Padi ihnen keinen geeigneten Nährboden bietet. Er gehört wahrscheinlich zu denen, die leicht zu trockenen, weißen Massen erstarren, die kaum einen süßen Geschmack besitzen und auch von Ameisen nicht aufgesucht werden. Diese Eigenschaften besitzen die Absonderungen von Aphis Evonymi, und ich erinnere mich auch nicht, auf Evonymus Ameisen an den Blattlauskolonien oder später Rußtau bemerkt zu haben. Die chemische Ursache des verschiedenen Verhaltens der Exkremente verschiedener Aphiden ist nicht bekannt. Wahrscheinlich fehlen denen der letztgenannten Arten die zum Gedeihen der Pilze notwendigen Kohlehydrate.

Im Einklang mit den mitgeteilten Beobachtungen steht endlich das Resultat einiger Versuche, welche ich mit den Pilzen anstellte. Auf die Oberseite mehrerer Lindenblätter wurden einerseits vom Hauptnerven Tropfen reinen Wassers, andererseits Tropfen einer Lösung von Honigtau der Camellia-Schildläuse gebracht und in jeden Spuren von Linden-Rußtau ausgesät. Nach etwa 8 Tagen hatten sich in den Honigtautropfen Rasen von Rußtau entwickelt, welche genau ihren Umriß innehielten, während es in dem Wasser zu keiner Rußtaubildung gekommen war. Hieraus geht klar hervor, daß die Blätter selbst Material für das Wachstum der Pilze nicht liefern, daß dieselben vielmehr auf den Honigtau mit Notwendigkeit angewiesen sind. Sie und eine An-

Digitized by Google

zahl von Sproßpilzen stellen die „Coprophilen“ der Blattlausexkremente dar. Ihre Anpassung an Lebensbedingungen, die von denen anderer Pilze weit abweichen, sichert ihnen auf diesem Nährboden die Herrschaft. Wie schon Zopf hervorhebt, heften die gallertigen Außenschichten ihrer Membranen sie an den Blättern fest und erleichtern ihnen zugleich das Ausdauern in den trocknenden Winden, welche die Blätter hin- und herbewegen, und die dunkle Farbe ihrer Zellwände erinnert an die gleiche Färbung anderer Kryptogamen, namentlich Flechten, welche auf sehr sonnigen Standorten wachsen, so daß man versucht ist, sie als Schutz gegen das intensive Licht anzusehen, welches, wie noch neuerdings Elfving (Studien üb. d. Einwirkung des Lichtes auf die Pilze, Helsingfors 1890) in Ergänzung von Pringsheim (Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion. Jahrb. f. w. Bot. 12) gezeigt hat, auf Pilze eine schädigende Wirkung ausüben kann.

Muß demnach angenommen werden, daß die Rußtaupilze als Parasiten die befallenen Pflanzen nicht schädigen, so können sie denselben doch auf andre Weise lästig werden. Die Gefahr, daß sie durch Verstopfung der Spaltöffnungen den Gasaustausch zwischen dem Inneren der Pflanze und der Atmosphäre verhindern, ist freilich dadurch beschränkt, daß sie für gewöhnlich auf der Blattoberseite wachsen, während die Mehrzahl der Spaltöffnungen sich auf der Blattunterseite befindet. Leicht nachweisbar aber ist die Hemmung, welche der Assimilationsprozeß durch die oft ziemlich dicke Rußtauschicht erfährt. Entzieht man am Abend eines sonnigen Tages partiell mit Rußtau bedeckten Lindenblättern das Chlorophyll mit Alkohol und unterwirft sie dann der Jodprobe, so erhält man nach dem Abwaschen, welches den Rußtau leicht entfernt, ein negatives Bild ihres früheren Aussehens. Die mit Rußtau bedeckt gewesenen Stellen erscheinen gelblich, während die anderen eine mehr oder weniger intensive Blaufärbung aufweisen. Der Farbenunterschied läßt direkt erkennen, wie groß die Herabsetzung der Assimilationsthätigkeit gewesen ist, welche der Rußtau durch das Abhalten der Sonnenstrahlen von den grünen Zellen bewirkt hat.

c) Parasitische Pilze.

Gefährlichere Liebhaber des Honigtaus als die epiphyten Rußtau-Arten sind solche Pilze, welche als echte Parasiten zu leben vermögen. Unter ihnen ist vor allem Botrytis cinerea zu nen-

Digitized by Google

nen, deren Gonidienträger jedem Gärtner wohlbekannt sind. Der Pilz veranlaßt in Gewächshäusern bei den verschiedensten Pflanzen das Absterben von Blättern und Blütenständen. Die toten Teile erscheinen mit weißgrauen Fäden überzogen, von welchen bei Erschütterungen die Gonidien als äußerst feiner Staub sich loslösen.

DE BARY hat in seiner Arbeit über einige Sclerotinien und Sclerotienkrankheiten (Bot. Ztg., 1886) gezeigt, daß manche parasitische Pilze die Fähigkeit, in lebendes Pflanzengewebe einzudringen, erst dadurch erlangen, daß ihre Fäden eine Zeitlang auf totem organischem Materiale gelebt und hier eine gewisse Stärke erlangt haben. Ihre Angriffskraft beruht darauf, daß sie Substanzen bilden, welche die Zellwände durchsetzen und die Zellinhalte töten. Jene Substanzen müssen aber, um genügend zu wirken, in einer gewissen Menge erzeugt werden, und dies geschieht eben erst, wenn die Mycelien etwas herangewachsen sind. Von diesem Zeitpunkt ab werden die Pilze aus Saprophyten zu Parasiten und vermögen nun auf Kosten der Stoffe, welche die von ihnen selbst getöteten Zellen liefern, ihre verderblichen Wirkungen immer weiter auf bisher gesunde Gewebe auszubreiten.

Botrytis cinerea gehört nach den von E. KISSLING unter der Leitung E. FISCHER's in Bern ausgeführten Untersuchungen (Zur Biologie der Botrytis cinerea, Inaugural-Dissertation, Dresden 1889) zu diesen Pilzen, welche erst durch saprophytische Ernährung infektionstüchtig werden. Die interessante, von KISSLING erwähnte Thatsache, daß ihr Angriff auf Blütenstände in den Narben und Antheren beginnt, erklärt sich daraus, daß sie hier in den Desorganisationsprodukten der Tapetenzellen, dort in der Narbenfeuchtigkeit und den intercellularen Substanzen im Griffel, von welchen die Pollenschläuche sich ernähren, die Mittel zum Erstarken und Erwerben der parasitischen Angriffskraft vorfinden, und auf den Blättern dürfen wir in dieser Richtung dem Honigtau die erste Rolle zuschreiben.

Nach KISSLING's Beobachtungen wurden Kressepflänzchen unter gewöhnlichen Verhältnissen in einer von Botrytis-Sporen erfüllten Umgebung nicht infiziert, während Infektion erfolgte, nachdem sie mit Weinbeerensaft besprengt worden waren. Außerdem wurde direkt beobachtet, daß die in reinem Wasser von den Sporen getriebenen Keimschläuche nicht im Stande sind, die Blätter zu beschädigen, während sie, in Nährlösungen erwachsen, eindringen und ein Absterben der Zellen veranlassen, welches in saftreichen Pflanzen und feuchter Atmosphäre fortschreitende Fäulnisprozesse,

Digitized by Google

sonst auch Eintrocknen der befallenen Blattteile herbeiführt. Da nun der Honigtau im allgemeinen eine ausgezeichnete Nährlösung für Pilze bildet, so kann nach Obigem jedes Tröpfchen desselben zum Herde einer gefährlichen Erkrankung werden, so daß das Auftreten der Botrytis in Gewächshäusern in hohem Grade von der Menge des vorhandenen Honigtaus abhängig ist. Wenn im Freien dieser Zusammenhang seltener zur Beobachtung kommt, so rührt das von dem Mangel an übermäßiger Feuchtigkeit her, infolgedessen die zarten Hyphen der Botrytis welken und der Honigtau eintrocknet oder doch sich zu sehr konzentriert, um noch gute Nahrung für Pilze sein zu können. Daß er übrigens auch hier existiert, zeigt eine Mitteilung in KÜHN's Krankheiten der Kulturgewächse (p. 135), wonach unter Prunus domestica und Reineclaude gezogene Maulbeerpflanzen unter dem von ersteren herabfallenden Honigtau sehr litten. „Im Umkreise der Bäume", sagt KÜHN, „genau dem Umfange der Krone angemessen, fand sich ein Kreis kranker Pflanzen, der gegen den Stamm sich verlor. Wäre es gleichmäßig ein Fleck gewesen, so hätte ich es dem Schatten des Baumes zugeschrieben, so aber war es ein Ring. In diesem Ringe entwickelte sich stets zuerst an den Pflanzen die Septoria mori", der Pilz, welcher die Fleckenkrankheit der Maulbeerblätter veranlaßt. Wir dürfen vermuten, daß hier die Septoria sich ähnlich verhalten habe wie Botrytis cinerea. Der Honigtau hat sie in Stand gesetzt, die Pflänzchen zu befallen, sei es nun, daß er sie, wie jene, erst zum Parasiten machte oder ihr nur bessere Keimungsbedingungen darbot als Regen- oder Tautropfen, deren Auftreten gewiß nicht nur auf jenen Ring von Pflanzen beschränkt war. Auf alle Fälle empfiehlt es sich, beim Anlegen von Pflanzungen den Zusammenhang zwischen Honigtau und Parasiten in Rechnung zu ziehen und bei der Auswahl der Schattenspender auf deren Verhältnis zu den Blattläusen Gewicht zu legen.

3. Nutzen des Honigtaus.

Nachdem wir den Schaden besprochen, welchen die Blattläuse eventuell den Pflanzen zufügen, muß die Frage aufgeworfen werden, ob sie nicht andrerseits ihnen vielleicht auch nützlich sein können. Natürlich kommt in dieser Beziehung ihre Ernährungsthätigkeit nicht in Betracht. Eine Abzapfung normal im Stoff-

Digitized by Google

wechsel zu verwendender Säfte ist für den Organismus stets eine Schädigung, wenn sie nicht etwa zu Heilzwecken geschieht. Wohl aber könnte der Honigtau der Pflanze von Vorteil sein. Die Abscheidung von Honig durch die Pflanze selbst zum Besten der Pflanze ist eine so verbreitete Erscheinung, daß diese Möglichkeit ernstlich in Erwägung gezogen werden muß.

Die normale Honigsekretion, welche hier in Betracht kommt, ist die der sogenannten extrafloralen Nektarien. Bei Vicia sepium z. B., welche Pflanze auf der Unterseite der Nebenblätter extraflorale Nektarien führt, kann man sich leicht überzeugen, daß der in ihnen abgesonderte Saft Ameisen herbeilockt, die sich an ihm sättigen und an der Pflanze auf und ab laufen. Es steht zweifellos fest, daß Ameisenbesuch einer Pflanze nützen kann. Belege dafür bieten die in auffallender Weise an die Ameisen angepaßten tropischen Gewächse, welche vor kurzem durch Schimper (Wechselbez. zw. Pflanzen u. Ameisen etc. Jena 1888) eine zusammenfassende Bearbeitung erfahren haben, und bei uns besonders von Forstmännern festgestellte Fälle, aus welchen erhellt, daß Ameisen in hervorragendem Maße an der Vertilgung schädlicher Insektenlarven sich beteiligen können. In dem abgelaufenen Jahre wieder wurde aus den von der Nonne verwüsteten Gegenden berichtet, daß Bäume, an deren Fuß sich Ameisenhaufen befanden, von den Raupen verschont geblieben seien. Ferner liegt eine wertvolle experimentelle Untersuchung von Wettstein vor, welche zeigt, daß der durch die Nektarien der Knospenschuppen verschiedener Kompositen veranlaßte Ameisenbesuch diesen Pflanzen als Schutz gegen bestimmte, in der Arbeit namhaft gemachte Schädlinge wesentliche Vorteile bietet (Sitzber. d. Wiener Akademie, 12. Juli 1888).

Mit Rücksicht auf diese Thatsachen ist dem Honigtau eine der den extrafloralen Nektarien ähnliche Leistung für die Pflanze zugesprochen worden, und Lundström (Pflanzenbiologische Studien. II. Anpassungen der Pflanzen an Tiere, N. a. reg. soc. scient., Upsal. sér. III, vol. 13, fasc. 2, Upsala 1887; vgl. Bot. Jahresber. 1887 [I, 2, p. 441]) ist sogar so weit gegangen, die Blattläuse als wandelnde Nektarien zu bezeichnen. Daß durch den Honigtau Ameisen angelockt werden, ist sicher; ebenso läßt sich leicht beobachten, daß diese Ameisen von Honigtaubäumen Raupen herunterschleppen. Sie lassen sich also durch den reichlichen Honiggenuß wenigstens nicht davon abhalten, die Schädlinge anzugreifen. Es ist indessen äußerst schwer, über das Verhältnis dieses Nutzens zu dem durch

Digitized by Google

das Saugen der Läuse und die dem Honigtau folgenden Schädlichkeiten, namentlich den Rußthau, den betreffenden Bäumen zugefügten Schaden sich ein wohl begründetes Urteil zu verschaffen.

Eine hier verwendbare Angabe macht Boussingault (l. c.) Bei dem von ihm beobachteten Honigtau-Vorkommen von Liebfrauenberg kamen nach seinen Berechnungen auf 1 Quadratmeter Blattfläche 22,34 Gramm, also auf die ganze Linde, ihre halbe Blattfläche — die „halbe", da der Honigtau sich nur auf der Oberseite der Blätter befindet — zu 120 Quadratmetern gerechnet, zwischen 2 und 3 kg trockenen Honigtaus. Die Zusammensetzung des letzteren ergiebt sich aus folgendem, von ihm mitgeteilten Analysenresultate:

Rohrzucker	48,56 %
Invertzucker	28,59 „
Dextrin	22,55 „
	99,70 „

Untersuchen wir, wie groß ungefähr die Zahl der Blätter ist, welche die Pflanze mit den ihr im vorliegenden Falle durch die Blattläuse entzogenen Kohlehydraten hätte bilden können.

5 Blätter von Tilia grandifolia wogen 5 Gramm. Eines derselben hatte im Durchschnitt eine Oberfläche von 50 Quadratcentimeter. 1 Quadratmeter würde 200 Blätter umfassen, also einem Blattgewicht von 200 Gramm entsprechen. Die Blattoberseite der Linde Boussingault's betrug 120 Quadratmeter. Sie würde demnach $120 . 200 = 24000$ Blätter getragen haben, die nach obigem ebensoviel Gramm, also 24 kg wiegen würden. Die Menge der in einer solchen Blattmasse enthaltenen Kohlehydrate, dargestellt durch die Zellwände, Stärke, gelösten Zucker und Schleim, beträgt vielleicht die Hälfte ihres Gewichtes, da Wasser, Protoplasma, Säuren und mineralische Substanzen in Abzug gebracht werden müssen. Die Boussingault'sche Honigtaumenge von 3—4 kg war an einem bestimmten Tage inmitten der Zeit der reichlichsten Honigtaubildung vorhanden, und wir greifen gewiß nicht zu hoch, wenn wir die vorher schon vom Baume herabgetropften und die in den nächsten Wochen noch entstandenen Mengen auf ein weiteres Kilogramm veranschlagen. Unter dieser Voraussetzung aber haben die Blattläuse dem Baume eine Kohlehydratmenge entzogen, welche zur Bildung von mindestens 4000 Blättern ausgereicht hätte. Leider fehlen mir präzise Angaben darüber, einen wie großen Bruchteil der Blätter ein blattlausfreier

Digitized by Google

Baum unter normalen Verhältnissen durch Raupenfraß verliert. Ich glaube aber, daß der Verlust eines vollen Sechstels der ganzen Blattmasse ein zu hoher Preis für den Ameisenschutz gewesen sein würde. Bisher habe ich indessen überhaupt keinen Unterschied bezüglich des Raupenschadens zwischen honigtaufreien und honigtautragenden Bäumen bemerken können. Speziell Linden und Ahorn in den Weimarer und Jenaer Anlagen waren Ende September gleichstark abgefressen, mochten sie nun von Rußtau, der auf vorhergegangenen Honigtau deutet, schwarz sein oder nicht. Auch für Sträucher und Kräuter ist der Nutzen des Honigtaus ein sehr problematischer. Die Ansiedelung der Blattläuse dicht unter den Blütenständen ist durchaus nicht immer ungefährlich.

Im großen und ganzen läßt sich sagen, daß bei geringer Anzahl die Blattläuse durch Anlockung der Ameisen einen gelegentlichen Vorteil bringen können, bei stärkerer Vermehrung aber entschieden mehr schaden. Das in unseren Gegenden jedenfalls nur sporadische Zusammentreffen der Bedingungen, unter welchen die ersterwähnte Eventualität eintritt, erschwert es, an eine gegenseitige Anpassung unserer Pflanzen und Pflanzenläuse in der Art zu denken, daß etwa jene einen Teil ihrer Säfte opferten, um den Schutz der durch die Blattlausausscheidungen anzulockenden Ameisen zu genießen. Anders mag es sich in den Tropen verhalten, wo, was bereits Schimper mit Bezug auf die extrafloralen Nektarien hervorhob, die größere Bedeutung der Ameisen auch ein mutualistisches Verhältnis zwischen Pflanzen und Pflanzenläusen wertvoller für erstere machen würde. Bei verschiedenen Pflanzen, Kibara formicarum, K. hospitans und Cordia-Arten, kennt man bereits Hohlräume, welche gleichzeitig von Ameisen und Cocciden bewohnt werden (O. Beccari, Malesia I u. II, fasc. IV, Genova 1886, p. 213—284, nach Bot. Jahresbericht), so daß hier der Gedanke an eine dreigliederige Symbiose in der That nahegelegt erscheint.

Einzelne Versuche, Pflanzen mit Hilfe von Bestreichen mit Honig durch Ameisen besiedeln zu lassen (Kronfeld, Ber. d. d. bot. Ges. 1889, p. 45), haben zu keinem bemerkenswerten Resultate geführt.

Anhangsweise seien an dieser Stelle die vorhandenen Analysen des Honigtaus zusammengestellt.

1. Die älteste dürfte die in Goethe's Aufsätzen „Zur Morpho-

Digitized by Google

logie“ mitgeteilte von Döbereiner sein (l. c. I, p. 299, Cotta 1817). Döbereiner's Mitteilung bezieht sich auf Honigtau von der Reineclaude, der eine schmutzig gelb-grüne wässerige Lösung gab. Sein Resultat ist folgendes:

1) nicht krystallisierbarer gärungsfähiger Zucker,
2) Mucus (tierischer Schleim),
3) eine Spur Albumen und
4) eine Spur eigentümlicher Säure.

„Ob in ihm auch Mannastoff enthalten, möge das Endresultat der Gährung, welcher ein Teil des Honigtaus unterworfen worden, ausweisen. Manna ist nämlich nicht gärungsfähig.“

2. Am umfassendsten sind die in seinen Beiträgen zur Physiologie der Pflanzen niedergelegten Untersuchungen von Unger (Ber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-nat. Kl., 1857, 25, p. 449).

Versuchspflanzen	Einsammlungszeit	Zahl der Blätter od. Blättchen	Ges. Blattfläche in qcm	In Wasser lösliche Substanz eingetrocknet
Carpinus betulus	16. VI. 1856	130	424	1,434
Quercus pedunculata	16. VI. 1856	179	499	0,892
Juglans regia	18. VI. 1856	56	626	2,435
Juglans regia	26. VI. 1856	33	325	0,529

Die in Wasser lösliche Substanz enthielt eingetrocknet in Gramm:

	Traubenz.	Gummi	Unlösliche Substanzen	Mannit, Salze etc.
Carpinus betul.	0,263	0,116	—	—
Quercus pedunc.	0,391		—	—
Juglans regia	0,580	0,393	—	—
Juglans regia	0,135	0,105	0,004	0,285

Dies in % berechnet:

	Traubenz.	Gummi	Unlösliche Substanzen	Mannit, Salze etc.
Carpinus betul.	25,313	8,59	—	—
Quercus pedunc.	43,8		—	—
Juglans regia	23,82	16,14	—	—
Juglans regia	25,52	19,85	0,75	53,88

3) Boussingault (Sur une matière sucrée apparue sur les feuilles d'un tilleul. Compt. rend. t. 74, 1872, p. 87): Les dissolutions que l'on traita par le sous-acétate de plomb, pour en diminuer l'albumine, le mucilage etc. donnèrent un sirop dans lequel il se forma des cristaux de sucre . . . . En se limitant a

Digitized by Google

considérer les substances agissant sur la lumière polarisée on a pour la miellée:

	Rec. le 22. Juillet	Rec. le 1. Août	Manna vom Sinai nach Berthelot (Annal. de chim. et de phys. 3. ser. t. LXVII, p. 82)
Sucre de canne	48,86	55,44	55
Sucre interverti	28,59	24,75	25
Dextrine	22,55	19,81	20

Boussingault macht darauf aufmerksam, daß das Manna, welches von den Tamarisken des Wadi Schech am Sinai gesammelt wird, ungefähr dieselbe Zusammensetzung habe, wie der Honigtau der Linden im Elsaß. Nach Ehrenberg fließt es auf den Stich einer Schildlaus aus den Zweigen der Sträucher aus. Bezüglich dieser und anderer Mannasorten, deren Studium mir die Güte des Herrn Professor Haussknecht in Weimar ermöglichte, habe ich indes Grund zu der Vermutung, daß sie wenigstens nicht alle Ausscheidungen der Pflanzen sind, sondern dieselbe Entstehung wie unser Honigtau besitzen. Ein Teil derselben, so das Manna von Briançon, an jungen Trieben von Pinus Larix L., und das Ter-engebin von Alhagi Maurorum DC. werden oder wurden als Abführmittel verwandt. Mitteilungen über Vorkommen und Zusammensetzung eines Teiles dieser Stoffe geben Haussknecht, dem wir die Kenntnis einer großen Zahl derselben erst verdanken (Archiv für Pharmacie, 192 [1870] p. 244—251), und Ludwig (ib. 193 [1870] p. 32—52). Eine ausführliche Zusammenstellung aller findet sich in Flückiger, Pharmakognosie des Pflanzenreichs, II. Aufl., 1883, p. 20 und 26.

4. Ich selbst [1]) habe im vergangenen Sommer den Honigtau auf einigen Pflanzen gesammelt, indem ich die Blätter mit Wasser abspülte, die entstehende schmutzige Brühe, in welcher neben Ruß kleine schleimige Fetzen umherschwammen, filtrierte und auf dem Wasserbade eindampfte. Den Mitteilungen, welche Herr Professor Knorr, der die Güte hatte, die Präparate zur chemischen Untersuchung zu übernehmen, mir darüber nach einer vorläufigen Prüfung machte, entnehme ich Folgendes:

Eine Probe, welche aus einem Honigtaugemisch von Evo-

1) Eine Mitteilung von Zöller (Ökon. Fortschr. 1872, No. 2, p. 39) habe ich nicht mehr nachsehen können. Dasselbe gilt von der Analyse der Manna dei apicoltori, welche Cannestrini u. a. als ein Produkt gewisser Lachninae betrachten. (Targioni-Tozetti in Bull. Entom. Ital. IX. p. 240.)

Digitized by Google

nymus europaeus und Sambucus nigra bestand, lieferte mit essigsaurem Phenylhydrazin so wenig und so unreines Osazon, daß die Identifizierung desselben nicht möglich war.

Dagegen lieferten die Syrupe von Acer platanoides, Quercus pyramidalis und Camellia japonica das charakteristische Glucosazon vom Schmelzpunkt 203—205°.

Nur die Menge des Acer-Honigtaus gestattete eine vorläufige quantitative Prüfung.

Die Ausbeute an Glucosazon, die Titration mit FEHLING'scher Lösung und das optische Verhalten vor und nach der Inversion führten übereinstimmend zu dem Resultat, daß der Honigtau von Acer circa 22% Traubenzucker und 30% Rohrzucker enthält.

Die angeführten Daten lehren wenigstens, daß die Blattläuse eine wahre Verschwendung mit Stoffen treiben, welche für andere Tiere, wie für die Pflanze bedeutenden Nährwert besitzen. Wir werden im folgenden Kapitel sehen, daß diese Eigentümlichkeit nicht ohne biologische Bedeutung ist.

Aus BOUSSINGAULT's Mitteilungen geht hervor, daß die Pflanzensäfte im Blattlausdarm wesentliche Umänderungen erfahren. Leider beschränken sich seine diesbezüglichen Angaben auf die folgenden Analysen.

1) Menge der zuckerartigen Substanzen in einem Quadratmeter gesunder Lindenblätter:

	Rohrzucker		Invertz.		Dextrin		
g	3,57	+	0,86	+	0,00	=	4,43 g

2) Im Honigtau einer entsprechenden Blattmenge:

	Rohrzucker		Invertz.		Dextrin		
g	13,92	+	7,23	+	5,62	=	23,77 g

die absoluten Mengen sind natürlich nicht ohne weiteres vergleichbar. Berechnet man Verhältniszahlen, indem man die Menge des Invertzuckers = 1 setzt, so ergiebt sich:

	Rohrzucker :	Invertz. :	Dextrin
Gesunde Blätter	4,15	1	0
Honigtau	1,92	1	0,76

Suchen wir aus diesem Resultat unter aller Verwahrung, welche durch die geringe Anzahl der Versuche und mit Rücksicht auf etwaige Einwände der Chemiker geboten ist, einen Schluß zu ziehen, so sehen wir durch die Blattläuse eine Spaltung des Rohrzuckers zu gunsten von Invertzucker ausgeführt, ein Prozeß,

Digitized by Google

der auch sonst bei der tierischen Verdauung mitwirkt. Statt nun aber, wie man erwarten sollte, weiter verarbeitet zu werden, wird das Produkt nebst Dextrin, über dessen Herkunft bei dem heutigen Stande unserer Kenntnis keine Vermutung gewagt werden kann, dem Stoffwechsel entzogen und als Exkrement ausgeschieden. Der ganze Verdauungsprozeß wäre wohl wert, einer eingehenden Untersuchung unterzogen zu werden, die bei der relativ leichten Zugänglichkeit der Anfangs- und Endsubstanzen durchaus nicht ganz aussichtslos erscheint.

5. G. v. Horváth teilt in der Wiener entomologischen Zeitung (1887, Heft 9, p. 249—254, Die Exkremente der Gallen bewohnenden Aphiden) mit, daß die in den Aphidengallen vorkommenden kleinen perlmutterglänzenden Kügelchen, welche die eingetrockneten Exkremente der Tiere darstellen, aus reinem Kohlehyrat bestehen, in welchem Leo Liebermann ein neues Gummi, „animalisches Dextron", erkennt, das auffallend stark rechts dreht und, wie das Referat im botanischen Jahresbericht, dem ich diese Angaben entnehme, sich ausdrückt, von der Arabinsäure in chemischer und optischer Beziehung verschieden ist.

Kapitel VI.

Die Bedeutung des Honigtaus für die Blattläuse.

Die am Schlusse des vorigen Kapitels gemachten Bemerkungen leiten zu der Frage hin, welchen Nutzen die eigentümliche Zusammensetzung ihrer Exkremente für die Pflanzenläuse habe. Sie muß aufgeworfen werden, wenn wir nicht annehmen wollen, daß hier eine von der sonstigen Sparsamkeit der Natur ganz abweichende Verschwendung nutzbarer Stoffe vorhanden sei.

Von einem Schaden des Honigtaus für seine Produzenten kann nicht wohl die Rede sein. Trotz der festsitzenden Lebensweise der Tiere liegt die Gefahr nicht vor, daß ihr Nährsubstrat und sie selbst unter den Exkrementen begraben werden, da sie einerseits dieselben auf größere Entfernungen von sich spritzen, und andererseits die Ameisen für regelmäßige Abfuhr sorgen.

Digitized by Google

1. Herkunft des Honigtaus.

Merkwürdigerweise ist, obwohl alle genaueren Beobachter der Blattläuse angeben, daß die Honigtröpfchen deren After entstammen, bis auf den heutigen Tag die Meinung verbreitet, sie würden aus den beiden Rückenröhren hervorgespritzt, welche eine große Anzahl von Blattläusen auf einem der Hinterleibsringe tragen. So heißt es in Brehm's Tierleben (2. Aufl., 1877, 4. 1, Insekten von Taschenberg, p. 586): „Für die artenreichste Gattung Aphis sind auf dem Rücken des sechsten Gliedes seitliche, nach oben gerichtete Anhängsel, die sogenannten Saftröhren (Honigtrompeten) charakteristisch, darum so genannt, weil sie eine süße Flüssigkeit absondern können, und dies z. B. thun, wenn sie von Ameisen beleckt werden, welche nach jenem süßen Ausflusse lüstern sind." In dem 1890 erschienenen Lehrbuche der Zoologie von Boas findet sich p. 269 die Stelle: „Ferner ist bei einem großen Teil der Blattläuse ein Paar Drüsen vorhanden, welche hinten auf dem Hinterleibsrücken mit 2 Öffnungen ausmünden, die entweder jede auf einer Warze oder an der Spitze einer längeren vorstehenden Röhre (Honigröhre) sich befinden. Diese Drüsen sondern einen süßen Saft ab." Der Irrtum verdankt seine Verbreitung wohl hauptsächlich Linné, der an derselben Stelle, wo er den viel citierten Ausspruch thut: „hae (aphides) formicarum vaccae" (Syst. nat., ed. XII, 1766, I. 1, p. 733), auch sagt: „pleraeque duo cornua postica abdominis gerunt, quibus excernunt rorem melleum".

1815 sagt dagegen Kyber (Germar's Magazin I, 2, p. 37), daß er auch bei genauester Betrachtung mit der Lupe niemals bemerkt habe, daß die Blattläuse den Unrat durch die „Saftspitzen" fortspritzten. Zuweilen erblickte er wirkliche Tröpfchen des von ihnen ausgeworfenen Sekrets an der Spitze derselben, allein sie waren entweder ganz zufällig darauf gefallen oder durch einen gewissen Druck entstanden. Kirby und Spence (Einleitung in die Entomologie, Bd. II, 1824) lassen den süßen Saft aus dem After und aus den Röhren kommen. Burmeister (Handbuch der Entomologie, t. II, 1835) sagt: „aus den Röhren quillt oder spritzt Flüssigkeit, die gummiartig eintrocknet, aber nach meiner Wahrnehmung keinen eigentümlichen Geschmack hat. Die Ameisen lecken sie gern." Auch Reaumur und Kaltenbach geben an, daß der Honig nicht aus den Röhren, sondern aus dem After stamme.

Von neueren Beobachtern erwähne ich A. Forel und E. Wit-

Digitized by Google

LACZIL. GRABER (Insekten, II, 2, p. 600) citiert, wenn ich ihn recht verstehe, aus einem Werke des erstgenannten Forschers die Stelle: „Die zwei Rückenröhren der Blattläuse sondern keinen zuckerhaltigen Saft ab, sondern ein zähes Wachs, das von den Ameisen nie gesucht wird. Übrigens haben die Schildläuse und viele Blattläuse gar keine solchen Röhren und werden doch von den Ameisen aufgesucht. Die Zuckertropfen, welche die Ameisen lecken, sind vielmehr die Exkremente der genannten Kerfchen" (vgl. HUBER und FOREL's Études myrmécologiques, 1875). WITLACZIL (Arbeiten a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. zool. Stat. in Triest, H. v. CLAUS, B. IV, Wien 1881, p. 16) erklärt ebenfalls die süßen Säfte, welche von den Ameisen aufgeleckt werden, für die aus dem After und nicht aus den Röhren kommenden flüssigen Exkremente der Tiere. Trotzdem läßt er die Röhren „Zucker" ausscheiden und verfällt somit in den umgekehrten Fehler wie BURMEISTER, welcher das Röhrenexkret als geschmackloses Gummi anspricht, es aber doch für das Anziehungsmittel für die Ameisen hält. Ich selbst habe einerseits bei Aphis Sambuci, Aphis Viburni, Aphis Cardui u. a. das Austreten der Honigtröpfchen aus dem After wiederholt beobachtet, andererseits bei diesen und anderen Arten aus den Röhren eine andere Substanz austreten gesehen, von welcher unten weiter die Rede sein wird. Die Ameisen rühren das Röhrensekret nicht an, wie man sich leicht überzeugen kann, wenn man Blattläuse, welche solches abgesondert haben, in einer von Ameisen besuchten Kolonie beobachtet. Die Ameisen können sich wohl einen Moment dabei aufhalten, fressen es aber nicht, sondern gehen rasch wieder ihren sonstigen Geschäften nach.

2. Schutz der Blattläuse durch die Ameisen.

Wir haben somit den allbekannten Ameisenbesuch als eine Folge der in der ganzen Umgebung einer Blattlauskolonie zerstreuten süßen Exkrementtröpfchen anzusehen und dürfen seine wohlthätigen Wirkungen als einen Nutzen betrachten, welcher den Blattläusen aus dem besonderen Charakter ihrer Exkremente erwächst. Die Ameisen werden ständige Gäste einer einmal aufgefundenen Kolonie, welche fortwährend eifrig auf ihr umherlaufen, hier ein bereits von selbst ausgetretenes Tröpfchen aufsaugend, dort eine Blattlaus mit den Fühlern bestreichend, bis sie, an-

Digitized by Google

scheinend infolge dieses Reizes, eines von sich giebt. Nach Huber und Forel werden die Tiere durch die Ameisen selbst veranlaßt, ihre Saugthätigkeit zu verdoppeln und mehr Exkremente zu produzieren, als sie ohne deren Gegenwart von sich geben würden (vgl. Forel, Les fourmis de la Suisse, in: Neue Denkschr. d. Schweiz. Ges. f. Naturw., 1874). Die Ameisen bilden für ihre Wirte eine sehr wirksame Schutzwehr gegen einen Teil ihrer zahlreichen Feinde, unter welchen besonders die Larven der Coccinellen (Fig. 30) und verschiedener Zweiflügler hervorstechen. Es ist leicht zu beobachten, mit welcher Wut sich die Ameisen auf derartige Tiere stürzen, wenn man dieselben an eine Blattlauskolonie herankriechen läßt. In wenigen Minuten sind sie von der Pflanze herabgestürzt oder fortgeschleppt. Die Larven scheinen ihre Feinde zu kennen; sobald eine Ameise sie nur berührt, setzen sie sich in Bewegung, um sich abseits der Kolonie hinter ein Blatt zu verkriechen. Namentlich die verhältnismäßig flinken Coccinellen-Larven lassen sich nicht lange zum Abmarsch nötigen. Aus der ihnen von den Ameisen drohenden Gefahr erklärt es sich wohl auch, daß sie gewöhnlich nicht am Orte ihrer Thaten, sondern oft etwas abseits ihre Verdauungzeit zubringen. Zwischen den Ameisen und den trägen Fliegenlarven kommt es oft zu erbitterten Kämpfen. Auf den Biß der ersteren giebt die Larve aus der Mundöffnung einen höchst klebrigen, fadenziehenden Schleim von sich, mit welchem sie unter merkwürdigen Verlängerungen und Windungen ihres Vorderteils die Ameise zu beschmieren sucht. Gelingt ihr dies, so läßt die Ameise von ihr ab, um sich zu reinigen, wodurch sie Zeit zum Abzug gewinnt.

Es haben übrigens nicht alle Aphiden es verstanden, sich den Schutz einer so wertvollen Garde, wie die Ameisen es sind, zu verschaffen. Eine nicht geringe Anzahl von Arten wird von den Ameisen nicht besucht, ohne Zweifel, weil ihre Exkremente keinen süß schmeckenden Zucker enthalten. Unter ihnen befinden sich dieselben Arten, von welchen früher erwähnt wurde, daß sie den Rußtaupilzen keine Nährstoffe liefern, so Aphis Evonymi, Aphis Padi; dann auch Aphis Rosae, Aphis Picridis und andere. Interessant ist, was Kaltenbach (l. c. p. 36) von Aphis Humuli Schrk., der Hopfenblattlaus, angiebt. Er fand sie auf Prunus spinosa stark von Ameisen besucht, während sie, wie ich bestätigen kann, auf dem Hopfen von solchen fast unberücksichtigt bleibt. Die Erklärung für derartige Fälle braucht nicht darin zu liegen, daß ein und dasselbe Tier auf verschiedenen

Digitized by Google

Pflanzen ganz verschiedene Stoffe produzierte, obgleich dies nicht ausgeschlossen ist; es muß auch danach gefragt werden, wie die Ameisen sich zu den betreffenden Pflanzen verhalten. So sah ich, daß die braune Gartenameise sich auf glatten Rosenzweigen nur schlecht bewegen kann, und möchte diesen Umstand zur Erklärung des mangelnden Ameisenbesuchs bei Aphis Rosae heranziehen, da Rosen Rußtaupilze beherbergen sollen, was ich selbst allerdings nicht gesehen habe. Ob die KALTENBACH'sche Beobachtung, daß Bäume und Sträucher durchschnittlich mehr von Ameisen besucht würden, als die krautartigen Gewächse, sich aufrecht erhalten läßt, ist mir zweifelhaft. Ich fand z. B. gerade besonders viele Ameisen auf Blattlauskolonien an Valeriana officinalis L., Fumaria nobilis, Plantago major, Carduus crispus, einer Pyrethrum-Art, und anderen krautigen Pflanzen.

3. Funktion der sogenannten Honigröhren.

Die nicht von Ameisen besuchten Blattläuse bedürfen in erhöhtem Maße anderer Verteidigungsmittel, und sie besitzen dieselben in den Rückenröhren, welche gerade bei einer Anzahl der hierher gehörigen Arten, z. B. Aphis Rosae und Aphis Picridis, besonders stark entwickelt sind.

Die Ansichten früherer Forscher über die Funktion dieser auffallenden Organe gehen weit auseinander. REAUMUR war geneigt, sie als Organe der Harnausscheidung anzusehen. Da er die ganz richtige Beobachtung gemacht hatte, daß die aus ihnen unter ihm unbekannten Bedingungen austretende, meist gelblich oder rötlich-braun gefärbte Flüssigkeit konsistenter sei als der aus dem After kommende Honig, meinte er, dieser entspräche wohl dem Urin, jene den festen Exkrementen anderer Tiere. BONNET (Traité d' insectologie etc., Paris 1745), KYBER (l. c.) und KALTENBACH bringen die Röhren in Beziehung zur Atmung, und KYBER spricht außerdem die Vermutung aus, daß es gewisse Hebel sein könnten, mit denen sie sich bei Entledigung des Auswurfs mit dem Hinterteil des Körpers leicht in die Höhe heben können, „wobei die Hebel in einer sanften Bewegung gegen den Kopf hin sind". Auch mit der eigentümlichen Vermehrungsweise der Aphiden hat man die Röhren in Zusammenhang gesetzt. So viel geht aus allen Angaben wenigstens hervor, daß aus ihnen irgend etwas ausgeschieden

Digitized by Google

wird. Im übrigen entbehren alle die verschiedenen Deutungen vor allem der notwendigen Grundlage methodischer Beobachtung der Bedingungen, unter welchen die Sekretion der Röhren in der Natur erfolgt. Nur KYBER (l. c. p. 37) sagt, „bei der sanftesten Berührung, die man ihnen (den Aphiden) beibringt oder die von irgend einem Feinde beigebracht wird, entquellen denselben Tröpfchen, die gewöhnlich die Farbe des Tieres selbst haben, während die Ausgänge aus dem After immer wasserhell sind." KYBER hat aber diese Wahrnehmung nicht weiter verwertet, sondern, wie wir oben gesehen haben, sich wie andere auf das Gebiet der Spekulation begeben. Eine anatomische Untersuchung der Röhren und ihres Inhaltes hat WITLACZIL (l. c.) geliefert, ohne aber die Kenntnis ihrer Funktion anders zu fördern als dadurch, daß er ihren Zusammenhang mit dem Atmungsapparat ausschließt. Er fand die „Zuckerröhren" und die unter denselben liegenden Rückenpartien des fünften und auch des folgenden Abdominalsegments in frischem Zustande meist mit großen Zellen angefüllt, welche in sich reichlich in Alkohol löslichen „Blattlauszucker" zur Abscheidung gebracht hatten, so daß ihre zellige Beschaffenheit kaum zu konstatieren war. Das „Zuckerzellgewebe" setzte sich in das Fettzellgewebe unmittelbar fort, steht also in keiner Verbindung mit dem Darmkanal. „Durch Muskelkontraktion wird die Röhre nach vorn aufgerichtet und etwas eingezogen. Der dadurch veranlaßte Druck dürfte einige Zuckerzellen auspressen. Wenigstens findet man oft, nachdem das Tier die Zuckerröhren aufgerichtet hatte, oder wenn man einen geringen Druck auf dieselben ausübt, an der Spitze derselben einige Körnchen Blattlauszucker." Schon die Angabe, daß dieser „Zucker" anfangs ein neben dem Zellkern liegendes Kügelchen bilden und dann zu einer großen, sphärischen, stark lichtbrechenden, gelb, rot, braun etc. gefärbten Masse werden soll, muß Zweifel an der Richtigkeit seiner Benennung hervorrufen, und in der That lassen sich solche durch eine genauere Untersuchung seiner chemischen Natur rechtfertigen. Man kann die Tiere, z. B. Aphis Rosae, in Übereinstimmung mit KYBER's Beobachtung, dazu veranlassen, das Röhrensekret von sich zu geben, indem man sie ganz leise oder, wenn nötig, auch etwas unsanfter berührt, z. B. mit einer Stecknadelspitze, welche man ihnen auf den Kopf oder Rücken drückt. Man sieht dann, wie das Tier die Röhren einzeln oder zusammen nach der Nadelspitze hin bewegt, und wie an der Spitze der einen von ihnen oder beider ein Flüssigkeitströpfchen erscheint, welches

Digitized by Google

sich in den meisten Fällen an der Nadel abwischt. Die Tröpfchen stellen nicht etwa rein mechanisch durch den Druck des Instruments hervorgepreßten Leibesinhalt dar, wie schon daraus hervorgeht, daß sie auch bei Berührung des Tieres am Kopfe auftreten können. Wir haben in ihnen eine besondere Substanz vor uns, welche von dem Tiere willkürlich ausgestoßen wird. An der Luft erstarren die Tropfen fast augenblicklich zu einer wachsartigen Masse, welche sehr fest an der Nadel haftet. Bei einer schwarzen Aphis, welche in großen Kolonien die jüngeren Stengelteile einer Rubia tinctorum bedeckte, gelang es leicht, eine Anzahl von Nadelspitzen mit dem Sekret betupfen zu lassen und die so gesammelten Proben zu einer chemischen Untersuchung zu verwenden, bei welcher ich mich der freundlichen Beihilfe des Herrn Professor Knorr in Jena zu erfreuen hatte. Die Substanz ließ sich leicht zwischen den Zähnen zerdrücken und besaß gar keinen Geschmack. Unter dem Mikroskop zeigte sich, daß sie im einfachsten Falle den ich bei Aphis Rosae fand, fast ganz aus gelblichen Aggregaten radial um mehrere Mittelpunkte geordneter Krystalle bestand, welchen verschwindende Reste einer Flüssigkeit anzuhängen schienen. Bei gelinder Wärme verwandelte sich die ganze Masse in gelbe, ölartige Tropfen, die, in Wasser und kaltem Alkohol sowie kalter Kalilauge unlöslich, von Alkohol und einer alkoholischen Lösung von Kalihydrat in der Wärme gelöst wurden und aus ersterem beim Abkühlen in eisblumenartigen Krystallen sich ausschieden. Mit Überosmiumsäure trat geringe Bräunung ein. Reduzierender oder in reduzierenden überführbarer Zucker war nicht vorhanden; auch Harnstoff ließ sich in den erhärteten Tropfen nicht nachweisen. Als unwesentliche Beimengung trat eine strukturlose braune oder rötliche Masse auf, die nicht weiter berücksichtigt wurde.

Nach seinem ganzen Verhalten darf das Röhrensekret als „wachsartige Masse“ bezeichnet werden, ein Befund, welcher gut zu den anatomischen Angaben Witlaczil's paßt und die oben citierte gelegentliche Bemerkung Forel's bestätigt. Dieselbe Substanz fand ich bei allen Arten, welche mir Gelegenheit boten, danach zu suchen, nämlich außer bei der Aphis auf Rubia und Aphis Rosae bei A. Picridis. A. Cardui, A. Sambuci, A. Plantaginis, A. Solidaginis und A. Viburni, so daß ich glaube, daß sie allen mit Röhren versehenen Arten zukommt.

Eine Bestätigung meiner Beobachtungen fand ich nachträglich in einer Angabe Buckton's in dessen „Monograph of the British

Digitized by Google

Aphides“ (I, 1876, p. 22). Buckton nennt die Röhren Nektarien und bildet auf Tafel LXX eine Ameise ab, welche im Begriffe ist, den aus einer der Röhren von Aphis Sambuci hervortretenden glashellen Tropfen zu verzehren. Aus dieser Abbildung und einigen Stellen im Text geht hervor, daß Buckton die Röhren für die Ausführungsgänge des Honigtaus ansieht. Von eignen Beobachtungen wird nur eine als Beleg mitgeteilt. Er sah ein geflügeltes Weibchen von Callipterus Quercus (Aphis Quercus Kltb.) bei leiser Berührung das Abdomen heben und von der Spitze einer der kurzen Röhren einen glänzenden Tropfen abschnellen, welchen er für Honigtau hielt. Ich selbst machte die gleiche Erfahrung bei geflügelten Aphiden, welche sich im Spätherbst noch auf Acer pseudoplatanus aufhielten. Das Sekret bildete eine helle Flüssigkeit, welche an der Luft ein Gewirr von Krystallnadeln ausschied, die in kaltem Wasser, kaltem Alkohol und wässriger Natronlauge sich nicht lösten, in Äther aber löslich waren, bei ziemlich niedriger Temperatur schmolzen und mit Überosmiumsäure sich bräunten. Es ist demnach wohl in meinem wie in Buckton's Falle mit dem Röhrensekret der ungeflügelten Blattläuse verwandt und hat mit Zucker keine Ähnlichkeit. Buckton's eigene, im selben Bande enthaltene weitere Mitteilungen über die Natur des Röhrensekrets widerlegen am besten seine Abbildung und den von ihm für die Röhren gewählten Namen „Nektarien“. Er findet in dem Körper der Aphiden reichlich verteilt und besonders an der Basis der „Nektarien“ angehäuft ölartige Kugeln, welche, wenn man sie der Luft aussetzt oder mit einer schwachen Lösung von Potasche in Berührung bringt, wie Cystin oder Margarin krystallisieren. Auf Tafel B, Fig. 6 werden die Kugeln im Innern und auf dem Ende der Röhre, und Tafel C, Fig. 2 die genannten Krystallaggregate abgebildet, wonach kein Zweifel sein kann, daß sie mit unserem „Wachs“ identisch sind. Leider hat auch Buckton diese Beobachtungen nicht weiter beachtet, sondern ist bei der alten Fabel vom Zuckergehalt des Röhrensekretes stehen geblieben.

Über die Funktion der Röhren erhielt ich Aufschluß, als ich eine Florfliegenlarve, einen sog. Blattlauslöwen, bei ihrer Thätigkeit in einer Blattlauskolonie beobachtete. Diese blaßgelben, einige Millimeter langen Tiere mit braunen Rückenstreifen (Fig. 28) entschlüpfen den kleinen, langgestielten Eiern, welche man im Sommer auf den Blättern der verschiedensten Pflanzen findet (Fig. 29). Sie sitzen gewöhnlich auf der Unterseite der Blätter und lassen sich

Digitized by Google

leicht einfangen, trotz ihrer ziemlich großen Behendigkeit. Ihre Nahrung besteht größtenteils aus Blattläusen, die sie mit ihren Saugzangen ergreifen und nicht eher wieder loslassen, als bis nur noch ein zusammengeknittertes Chitinhäufchen von ihnen übrig ist. Um Versuche mit ihnen anzustellen, läßt man sie zweckmäßig eine Nacht über hungern und bringt sie dann auf eine der Beobachtung bequem zugängliche Blattlauskolonie. Bei dem Angriff schlagen sie mit einem plötzlichen Ruck ihre Zangen von unten her in den Körper der Blattlaus und beginnen sofort zu saugen. Wenn das Tier seinen Überfall etwas ungeschickt ausführt, so gelingt es den Blattläusen leicht, ihm ihr sofort austretendes Röhrensekret ins Gesicht und auf die Saugzangen zu schmieren und es dadurch wenigstens zu einem momentanen Zurückschrecken zu bringen. Einmal ergriffene Läuse freilich sah ich niemals wieder losgelassen werden. Das Sekret erstarrt auf der Larve sofort und bildet so einen ihr äußerst lästigen Überzug, welcher sie zwingt, ihre Jagd zu unterbrechen, um sich Zangen und Vorderkopf von ihm zu reinigen. Dies dauert eine geraume Zeit und gelingt oft erst dadurch, daß sie mit den Saugzangen irgend einen dünnen Gegenstand, z. B. einen langen Blattzahn, umfaßt und sich daran abreibt. In einem so hilflosen Zustande wird sie leicht Feinden zum Opfer fallen können, welche sie sonst nicht zu scheuen braucht. Ihre Behendigkeit und die starken, in einem merkwürdig weiten Umkreise mit dem Kopfe bewegbaren Saugzangen machen sie selbst für die Ameisen zu einem beachtenswerten Gegner, der sie im Dunkeln sogar überwältigt. Zweimal sperrte ich eine braune Gartenameise, welche der häufigste Gast meiner Blattlauskolonieen war, mit Blattlauslöwen in eine Schachtel zusammen und fand dann nach einigen Stunden die Ameise ausgesaugt vor. Am Tage freilich habe ich gesehen, wie Ameisen die Larven aus ihrem Bezirk vertrieben. Dennoch ergiebt sich aus obigen Beobachtungen, daß trotz der Schutzgarde für die Blattläuse eine eigene Waffe erwünscht ist, mittelst welcher sie den Gegner zwar nicht töten, aber wenigstens belästigen können.

Noch auffallender ist der Nutzen der Röhren gegenüber den ebenfalls seit lange als Blattlausfeinde bekannten Coccinellen. Die Rosenblattlaus sucht sich bei Annäherung einer solchen zuerst mit Hilfe ihrer langen Beine in Sicherheit zu bringen, deren Berührung ihr die drohende Gefahr verrät, ehe der Feind mit den Kiefern ihren Körper erreichen kann. Manchmal macht sie nur, indem sie die Saugborsten stecken läßt, eine ausweichende Schwenkung. Sie

Digitized by Google

kann sich aber auch ganz fallen lassen. War mit einem Platzwechsel die Gefahr nicht beseitigt, so setzt sie die Röhren in Bewegung und beschmiert dem Käfer den ganzen Vorderteil. Meist kommt die Ladung freilich weniger in das Gesicht als auf das Rückenschild, unter welches vielleicht gerade mit Rücksicht auf diese Eventualität der Kopf so weit zurückgezogen werden kann.

Nicht wirksam fand ich die Röhren den Schlupfwespen gegenüber, welche ich der langbeinigen, schwarzen Aphis Sonchi zu Leibe gehen sah. Diese Läuse bekam ich Ende Juli an den blühenden Stengeln einer Crepis zu Gesicht. In der nächsten Nachbarschaft ihrer Kolonieen befanden sich die platten, gelblichen Schlupfwespen-Coccons mit den ihnen oft aufsitzenden leeren Blattlauskörpern. Unter eine Glasglocke gebracht, krochen die Schlupfwespen während einiger Tage aus. Ich brachte zu ihnen einige mit der Aphis besetzte Blütenstengel und konnte nun sehr bequem das Verhalten der Tiere beobachten. Bei dem Transport der Läuse ist Vorsicht nötig, weil sie, ebenso wie die ausgewachsenen Exemplare von Aphis Rosae, sich bei ruckweiser Erschütterung fallen lassen.

Die Schlupfwespen wanderten am Glase und den Pflanzenstengeln umher und gingen, sobald sie in die Nähe einer Blattlaus kamen, zum Angriff über, indem sie den Hinterleib zwischen ihren Beinen hindurch nach vorn streckten und ihn dabei so verlängerten, daß er noch ein beträchtliches Stück unter ihrem Kopfe hervorragte. In dieser Stellung (Fig. 31) marschierten sie an ihre Opfer heran und versuchten mit der Hinterleibsspitze deren Abdomen von unten zu erreichen, um ihre Eier abzulegen. Mitunter gelang dies beim ersten Versuch; ich habe aber auch gesehen, wie die Wespe anfänglich vergebliche Vorstöße mit dem Hinterleib machte, indem sie ihr Ziel verfehlte und zu hoch, über den Rücken der Blattlaus hinweg stieß. Öfter wurden bei unvorsichtigem Vorgehen des Tieres die Beine der Blattlaus von dem vorgestreckten Hinterleib früher berührt, als ihr Körper. In diesem Falle setzte sich die Laus sofort in Bewegung, um nur durch eine Schwenkung dem Feinde auszuweichen oder ganz ihren Platz zu wechseln. Trifft der Hinterleib der Wespe die rechte Stelle der Blattlaus, so krümmt sich seine Spitze nach oben und im nächsten Moment ist der Stich ausgeführt. Die Wachsröhren habe ich bei diesen Vorgängen in der Regel nicht in Thätigkeit treten sehen. Einmal erschien an einer derselben ein Tropfen, während eine Schlupfwespe das Tier verfolgte, aber ohne weitere Folgen zu veranlassen. Einen

Digitized by Google

gewissen Schutz gegen jene Insekten gewähren, wie gezeigt, nur die langen Beine. Die sonderbare Erscheinung, daß die Läuse sich nur mit den vorderen Beinen festhalten und die hinteren samt dem Hinterleib unter zeitweiligen schwingenden Bewegungen in die Höhe heben, ist schon von anderer Seite als Verteidigungsweise den Ichneumonen gegenüber in Anspruch genommen worden. Unter demselben Gesichtspunkt wird die Gepflogenheit mancher Pflanzenläuse, sich in kreisförmigen Gruppen mit nach dem Centrum des Kreises hin gerichteten Köpfen festzusetzen, verständlich. Sie erreichen dadurch, daß anrückende Feinde zuerst mit ihren Hinterbeinen in Berührung kommen, was, wie wir oben sahen, von Vorteil für sie ist.

Zur Anstellung vergleichender Versuche zu näherer Feststellung des Wertes der in Rede stehenden Verteidigungseinrichtungen kam ich nicht. Es würde auch schwer sein, solche in geeigneter Weise ins Werk zu setzen. Die Röhren sind, wie alle Schutzmittel, darauf berechnet, das Tier in seiner natürlichen Umgebung zu sichern. Namentlich bei koloniebildenden Läusen können die Röhren, wenn man einzelne Individuen aus der Gesellschaft herausnimmt, bei diesen einen Teil ihrer Bedeutung einbüßen, da solche nicht, wie die Glieder der Kolonie, den Vorteil genießen, ihren Gegnern nur in bestimmten Richtungen, besonders von oben her, zugänglich zu sein.

Der Umstand, daß trotz der Röhren gefangene Aphiden schließlich den Coccinellen und Blattlauslöwen doch zum Opfer fallen, darf daher nicht als Argument gegen unsere Ansicht angeführt werden. Auch die übrigen, als solche längst anerkannten Schutzexkrete der Insekten, wie übelriechende oder -schmeckende, ätzende und schleimige Substanzen, entziehen ihre Inhaber ebensowenig vollständig den Angriffen ihrer Feinde wie das originelle Wachs der Aphiden. Es sind eben, wie schon angedeutet, mehr Belästigungs- als Vertilgungswaffen.

Eine Wirkung der Röhrenthätigkeit kommt übrigens bei den Blattläusen noch besonders in Betracht. Sie in erster Linie veranlaßt die Coccinellen, die erwachsenen Exemplare von Aphis Rosae und wohl auch anderer Arten, welche vor allem für die Vermehrung der Kolonieen sorgen, zu schonen und sich mehr den jüngeren Individuen zuzuwenden. So nötigt sie denselben die Festhaltung des Prinzips der Schonung trächtigen Wildes auf, welches auch in unseren Jagdgesetzen zum Ausdruck kommt.

Digitized by Google

Erläuterungen zu den Abbildungen.

Die meisten Figuren sind nach Zeiss D und der Wasserimmersion J gezeichnet, einige, wie 1, 2, 3, 4, 6, 18 unter Zuhilfenahme der Wasserimmersion L und der Ölimmersion 2,0 mm, 1,40 n. A. Das Lumen des Borstenbündels aufser in Figg. 1, 2, 3, 4 und 18 schematisch, da die übrigen Zeichnungen nur seinen Verlauf darstellen sollen.

Tafel I.

Fig. 1. Querschnitt des Borstenbündels von Lachnus Pinicola(?).

Fig. 2. Querschnitt des Borstenbündels von Aphis Avenae.

Fig. 3. Details der Maxillarborsten von Lachnus Pinicola(?).

a Endigung einer derselben von der Seite, *b* dieselbe von der Fläche gesehen, *c* weiter nach rückwärts gelegene Partie einer entsprechenden Borste. Die Konturen rechts schliefsen den kleineren Kanal ein; dann folgt der Saugkanal; die mittlere der drei Linien links bedeutet wahrscheinlich eine Erhabenheit, welche in eine Rinne der zugehörigen zweiten Borste einzugreifen bestimmt ist.

Fig. 4. Endigung des Borstenbündels von Aphis Tanaceti in der Pflanze. Die Saugborsten gehen voran und klaffen in der Zelle, während die Mandibularborsten zurückbleiben.

Fig. 5. Dasselbe von Aphis spec. auf Sinapis alba. Die Zartheit der Spitze zeigt, dafs die Mandibularborsten zurückgeblieben sind.

Fig. 6. Dasselbe im Gewebe von Cucurbita Pepo.

Fig. 7. Borstenbündel von Aphis Cardui im Stengel von Carduus crispus.

Fig. 8. Äufserer Teil eines Stichkanals von Aphis Viburni im Blatte von Viburnum Opulus.

Fig. 8a. Verzweigung eines Stichkanals von Aphis Viburni im Weichbast eines Blattnerven derselben Pflanze.

Fig. 9. Vorderteil von Aphis Papaveris in Saugstellung an einem Stengelquerschnitt von Papaver collinum. Bei *a* ein leerer Stichkanal (Probestich). Der andere Stichkanal im Weichbast verzweigt.

Digitized by Google

Fig. 10 u. 11. Querschnitte von Stichkanälen in der Zwischensubstanz des Stengelsklerenchyms von Papaver collinum.

Fig. 12. Teil eines ebensolchen Stichkanals in Längsansicht.

Fig. 13. Stichkanal im Parenchym von Opuntia chimochyla, mit darin steckendem Borstenbündel.

Fig. 14. Stichkanal von Coccus Cacti mit Verzweigungen. Die Querstriche durch die Zweige deuten Zellwände an.

Fig. 15. Stichkanal im Rindenparenchym einer Wurzel von Lampsana communis: die Querstriche deuten Zellwände an.

Fig. 16. Dasselbe bei Sonchus oleraceus.

Tafel II.

Fig. 17. Stichkanal in der Rinde von Picea alba (Lachnus Pinicola(?).

Fig. 18*). Querschnitt des Borstenbündels desselben Tieres in einer Rindenzelle, zur Demonstration der Dicke der Scheide.

Fig. 19 u. 20. Stichkanäle im Blatte von Tulipa viridiflora.

Fig. 21. Teil eines Stichkanals aus dem Stengel von Sambucus nigra.

Fig. 22. Verzweigung eines Stichkanals im Bast des Stengels von Papaver collinum.

Fig. 23. Stichkanal in einem Blattnerven von Papaver somniferum. Zeigt die Umgehung der Milchröhren.

Fig. 24. Stichkanal im Blatte von Pteris allosora.

Fig. 25. Stichkanal im Blatte von Raphidophora spec.

Fig. 26. Stichkanal im Blatte von Gymnadenia conopea.

Fig. 27. Stichkanal im Blatte von Cattleya crispa.

Fig. 28. Larve von Hemerobius spec. (Nach Buckton, Monograph of the British Aphides). Vergrößert.

Fig. 29. Die gestielten Eier desselben. (Nach Buckton l. c.). Vergrößert.

Fig. 30. Coccinellen-Larve. (Nach Buckton l. c.). Vergrößert.

Fig. 31. Schlupfwespe im Begriff, eine Blattlaus anzustechen. Schema, um die Stellung des Hinterleibs zu zeigen. Mit Benutzung von Buckton's Abbildung von Coryna dubia (Pl. LXIV, Fig. 1). Vergrößert.

---

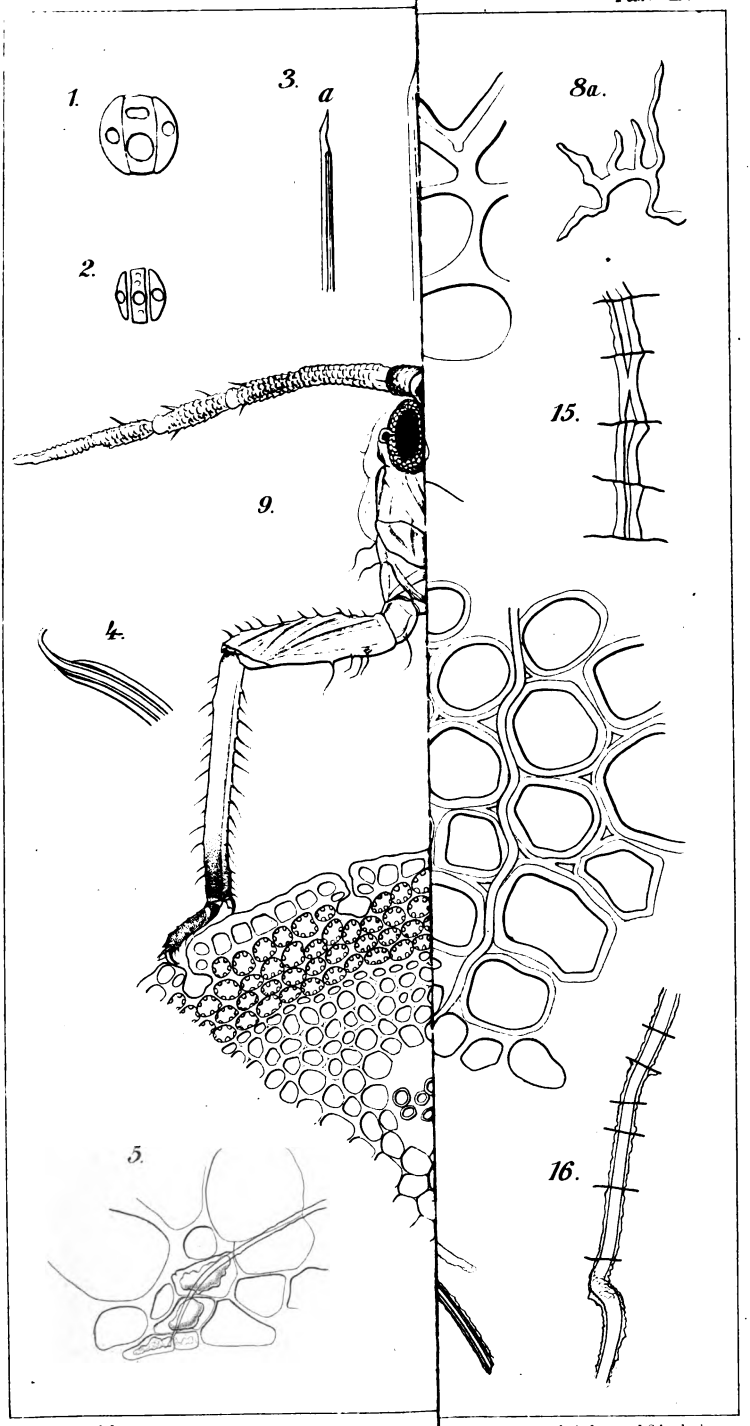
*) Durch ein Versehen sind die Lumina der Mandibelborsten weggefallen.

Digitized by Google

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Digitized by Google

Taf. I.



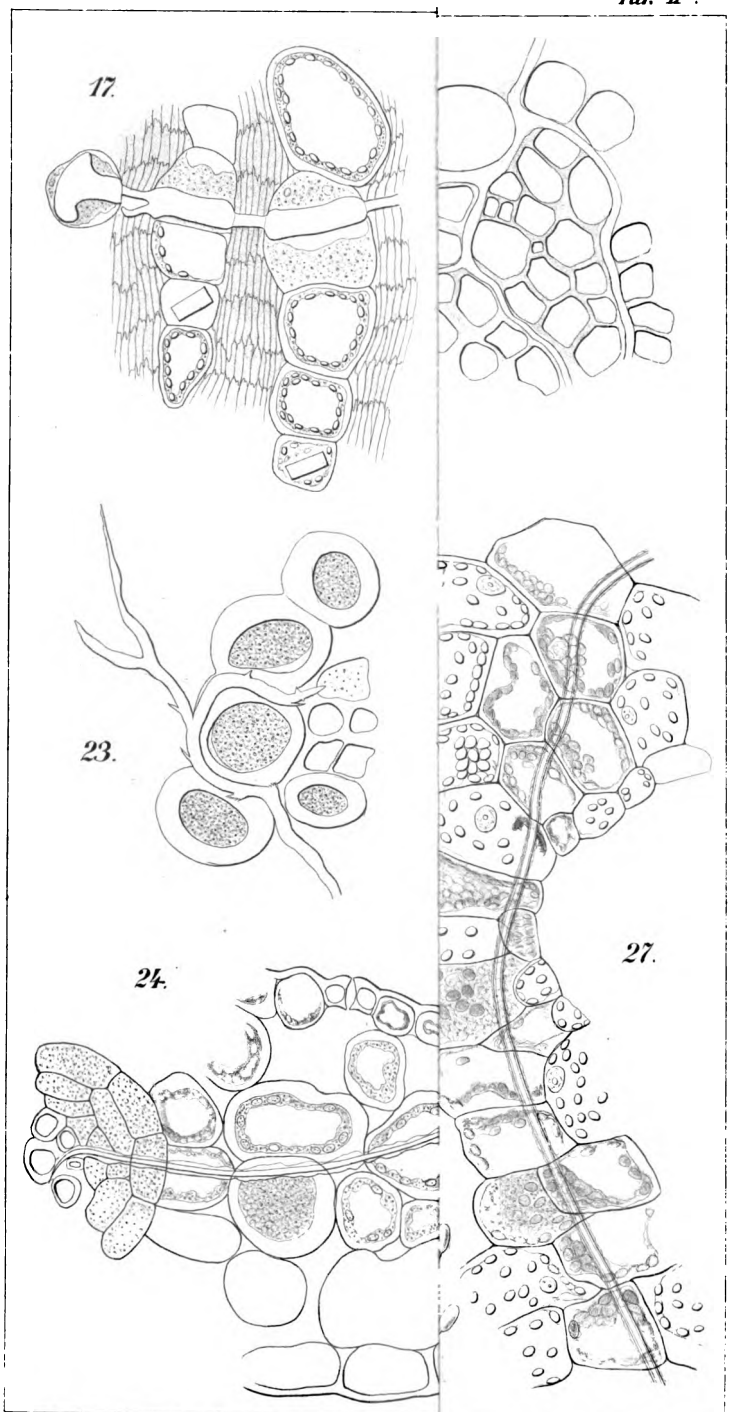
Busgen del.

Lith. Anst. v. A. Giesch. Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google

Taf. II.



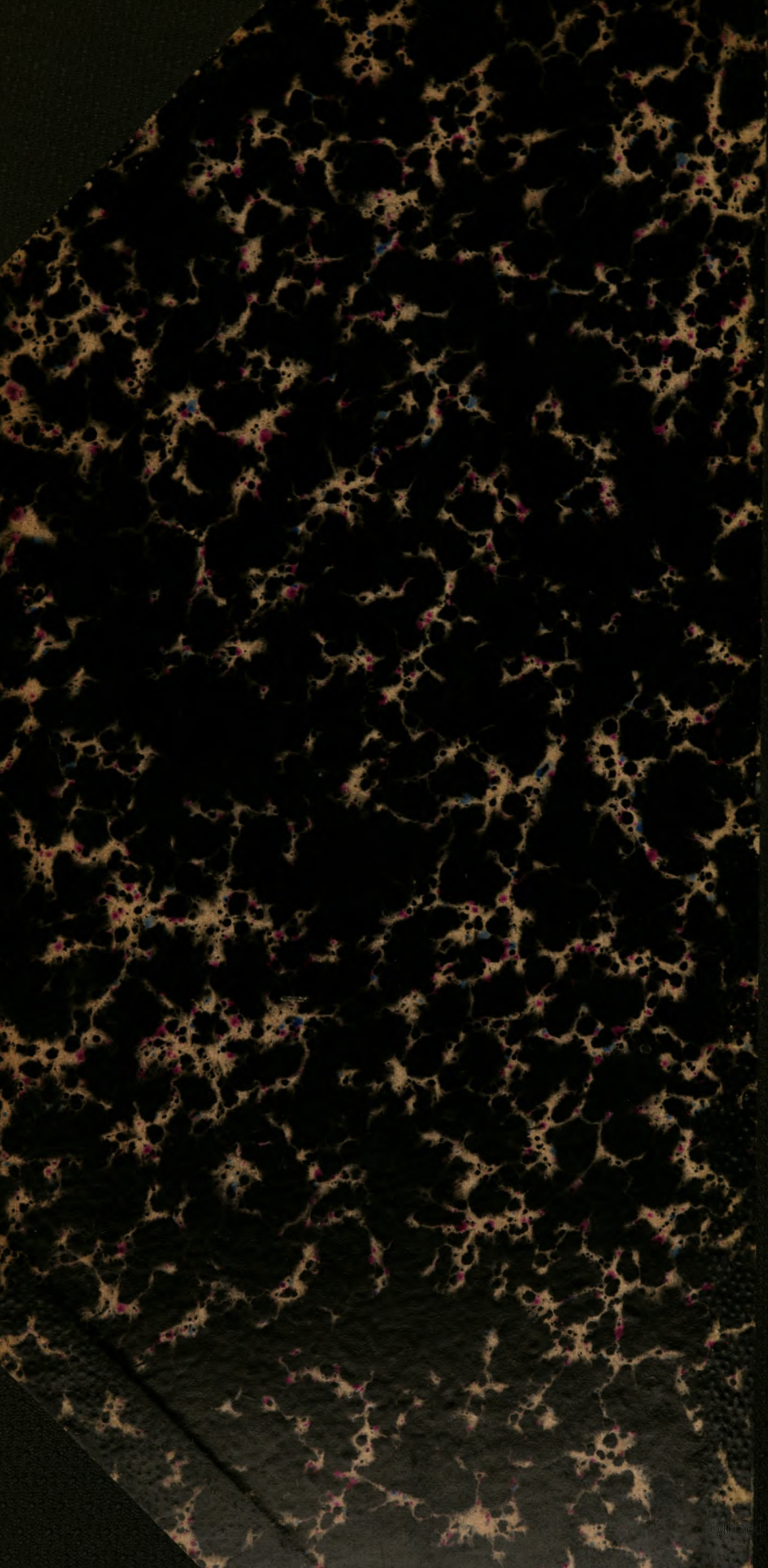
Busgen. del.

Lith. Anst. v. A. Giltsch Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google